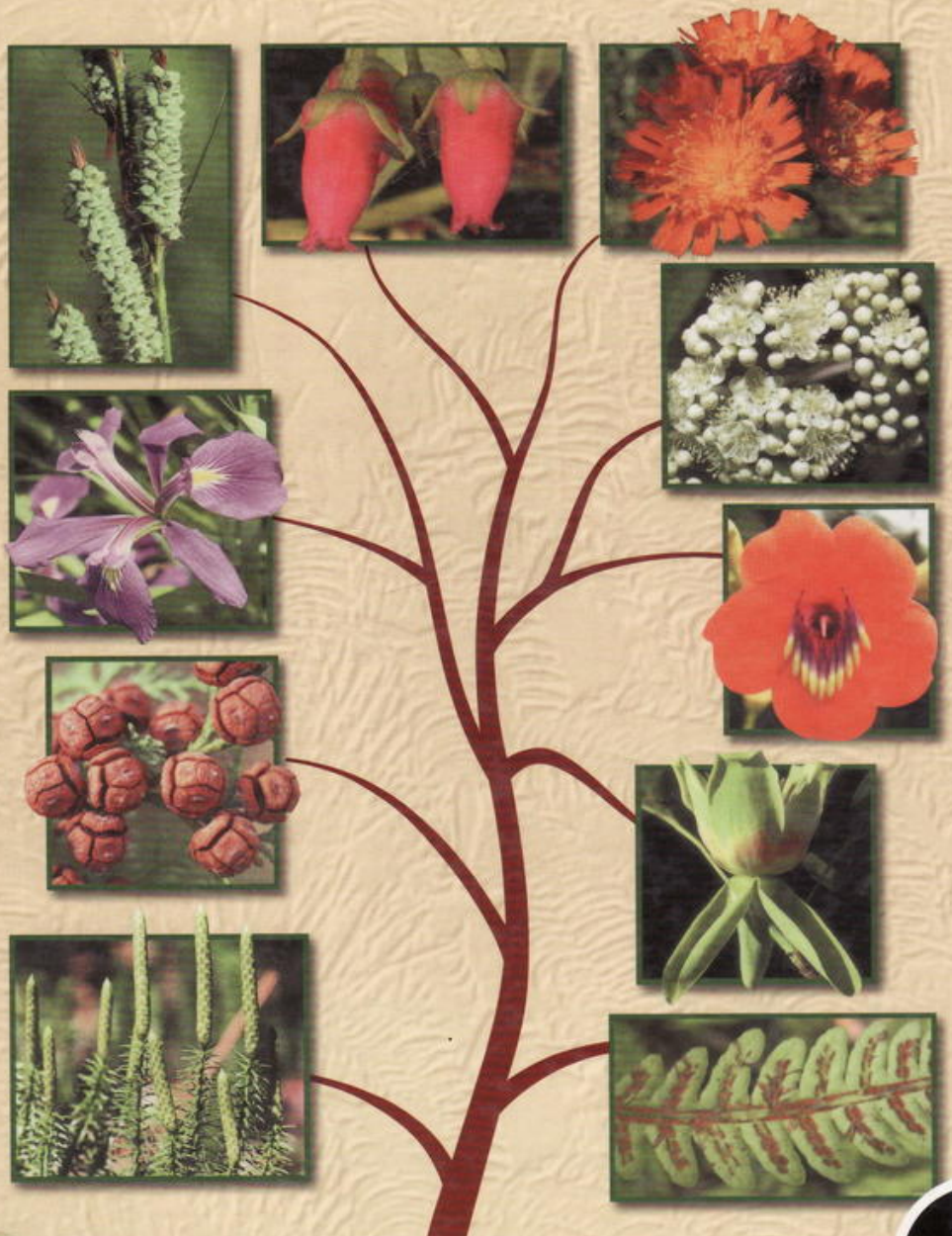
Sistemática Vegetal

Um Enfoque Filogenético

JUDD · CAMPBELL · KELLOGG · STEVENS · DONOGHUE



Inclui CD-ROM
(em inglês)

3ª Edição

artmed®

Famílias de traqueófitas (exceto angiospermas) tratadas em detalhes no Capítulo 8. Veja a Tabela 8.1, p. 186-187, para uma apresentação taxonômica mais detalhada.

Araucariaceae	218	Dryopteridaceae	204	Ophioglossaceae	193	Selaginellaceae	189
Aspleniaceae	201	Ephedraceae	220	Osmundaceae	197	Taxaceae	219
Blechnaceae	203	Equisetaceae	193	Pinaceae	211	Thelypteridaceae	202
Cupressaceae	215	Ginkgoaceae	208	Podocarpaceae	217	"Woodsiaceae"	203
Cyatheaceae	199	Lycopodiaceae	188	Polypodiaceae	205	Zamiaceae	208
Cycadaceae	207	Marsileaceae	198	Psilotaceae	191		
Dennstaedtiaceae	200	Onocleaceae	204	Pteridaceae	201		

Famílias de angiospermas tratadas em detalhes no Capítulo 9. Veja a Tabela 9.1, p. 230-231, para uma apresentação taxonômica mais detalhada.

Acanthaceae	486	Casuarinaceae	406	Lauraceae	242	Polygonaceae	334
Adoxaceae	504	Celastraceae	351	Lecythidaceae	455	Pontederiaceae	283
Agavaceae	268	Ceratophyllaceae	248	Lentibulariaceae	488	"Portulacaceae"	328
Aizoaceae	327	Cistaceae	427	Liliaceae	257	Potamogetonaceae	256
Alismataceae	252	Clusiaceae	362	Loasaceae	443	Primulaceae	450
Alliaceae	270	Colchicaceae	258	Loranthaceae	336	Proteaceae	317
Altingiaceae	344	Combretaceae	416	Lythraceae	412	Ranunculaceae	309
Amaranthaceae	324	Commelinaceae	281	Magnoliaceae	237	Restionaceae	296
Amaryllidaceae	270	Convolvulaceae	462	Malpighiaceae	353	Rhamnaceae	388
Amborellaceae	232	Cornaceae	443	Malvaceae	424	Rhizophoraceae	364
Anacardiaceae	435	Crassulaceae	342	Marantaceae	304	Rosaceae	379
Annonaceae	240	Cucurbitaceae	396	Melanthiaceae	260	Rubiaceae	469
Apiaceae	495	Cyperaceae	294	Melastomataceae	418	Ruscaceae	266
Apocynaceae	471	Dioscoreaceae	275	Meliaceae	432	Rutaceae	429
Aquifoliaceae	494	Dipterocarpaceae	428	Menispermaceae	308	Salicaceae	367
Araceae	250	Droseraceae	332	Moraceae	392	Santalaceae	338
Araliaceae	499	Ebenaceae	449	Myricaceae	406	Sapindaceae	438
Arecaceae	278	Ericaceae	452	Myristicaceae	240	Sapotaceae	445
Aristolochiaceae	247	Eriocaulaceae	290	Myrtaceae	416	Sarraceniaceae	455
Asparagaceae	266	Euphorbiaceae	355	Nyctaginaceae	324	Saxifragaceae	338
Asphodelaceae	272	Fabaceae	371	Nymphaeaceae	233	Scrophulariaceae	484
Asteraceae	508	Fagaceae	401	Oleaceae	477	Simaroubaceae	435
Begoniaceae	398	Gentianaceae	470	Onagraceae	414	Smilacaceae	259
Berberidaceae	312	Geraniaceae	348	Orchidaceae	273	Solanaceae	459
Betulaceae	404	Gesneriaceae	481	Orobanchaceae	484	Theaceae	452
Bignoniaceae	486	Haemodoraceae	282	Oxalidaceae	351	Typhaceae	290
Boraginaceae	462	Hamamelidaceae	342	Papaveraceae	314	Ulmaceae	389
Brassicaceae	420	Hyacinthaceae	269	Passifloraceae	367	Urticaceae	393
Bromeliaceae	287	Hydrangeaceae	441	Phyllanthaceae	359	Verbenaceae	490
Burseraceae	437	Hydrocharitaceae	254	Phytolaccaceae	323	Violaceae	364
Cactaceae	330	Hypericaceae	362	Piperaceae	245	Vitaceae	346
Campanulaceae	508	Illiciaceae	235	Plantaginaceae	481	Winteraceae	244
Cannabaceae	391	Iridaceae	272	Platanaceae	316	Xyridaceae	292
Cannaceae	306	Juglandaceae	408	Poaceae	296	Zingiberaceae	302
Caprifoliaceae	501	Juncaceae	292	Polemoniaceae	457	Zygophyllaceae	350
Caryophyllaceae	320	Lamiaceae	492	Polygalaceae	377		

Sumário

CAPÍTULO 1 **A Ciência da Sistemática Vegetal 1**

CAPÍTULO 2 **Método e Princípios de Sistemática Biológica 13**

CAPÍTULO 3 **Sistemática e Classificações das Angiospermas: Uma Perspectiva Histórica 39**

CAPÍTULO 4 **Evidências Taxonômicas: Caracteres Estruturais e Bioquímicos 53**

CAPÍTULO 5 **Sistemática Molecular 103**

CAPÍTULO 6 **A Evolução da Diversidade Vegetal 119**

CAPÍTULO 7 **Visão Geral da Filogenia das Plantas Verdes 153**

CAPÍTULO 8 **Licófitas, Samambaias e Gimnospermas 185**

CAPÍTULO 9 **Relações Filogenéticas das Angiospermas 225**

Apêndice 1: **Nomenclatura Botânica 543**

Apêndice 2: **Preparo e Identificação de Espécimes 553**

Famílias de traqueófitas (exceto angiospermas) tratadas em detalhes no Capítulo 8. Veja a Tabela 8.1, p. 186-187, para uma apresentação taxonômica mais detalhada.

Araucariaceae	218	Dryopteridaceae	204	Ophioglossaceae	193	Selaginellaceae	189
Aspleniaceae	201	Ephedraceae	220	Osmundaceae	197	Taxaceae	219
Blechnaceae	203	Equisetaceae	193	Pinaceae	211	Thelypteridaceae	202
Cupressaceae	215	Ginkgoaceae	208	Podocarpaceae	217	"Woodsiaceae"	203
Cyatheaceae	199	Lycopodiaceae	188	Polypodiaceae	205	Zamiaceae	208
Cycadaceae	207	Marsileaceae	198	Psilotaceae	191		
Dennstaedtiaceae	200	Onocleaceae	204	Pteridaceae	201		

Famílias de angiospermas tratadas em detalhes no Capítulo 9. Veja a Tabela 9.1, p. 230-231, para uma apresentação taxonômica mais detalhada.

Acanthaceae	486	Casuarinaceae	406	Lauraceae	242	Polygonaceae	334
Adoxaceae	504	Celastraceae	351	Lecythidaceae	455	Pontederiaceae	283
Agavaceae	268	Ceratophyllaceae	248	Lentibulariaceae	488	"Portulacaceae"	328
Aizoaceae	327	Cistaceae	427	Liliaceae	257	Potamogetonaceae	256
Alismataceae	252	Clusiaceae	362	Loasaceae	443	Primulaceae	450
Alliaceae	270	Colchicaceae	258	Loranthaceae	336	Proteaceae	317
Altingiaceae	344	Combretaceae	416	Lythraceae	412	Ranunculaceae	309
Amaranthaceae	324	Commelinaceae	281	Magnoliaceae	237	Restionaceae	296
Amaryllidaceae	270	Convolvulaceae	462	Malpighiaceae	353	Rhamnaceae	388
Amborellaceae	232	Cornaceae	443	Malvaceae	424	Rhizophoraceae	364
Anacardiaceae	435	Crassulaceae	342	Marantaceae	304	Rosaceae	379
Annonaceae	240	Cucurbitaceae	396	Melanthiaceae	260	Rubiaceae	469
Apiaceae	495	Cyperaceae	294	Melastomataceae	418	Ruscaceae	266
Apocynaceae	471	Dioscoreaceae	275	Meliaceae	432	Rutaceae	429
Aquifoliaceae	494	Dipterocarpaceae	428	Menispermaceae	308	Salicaceae	367
Araceae	250	Droseraceae	332	Moraceae	392	Santalaceae	338
Araliaceae	499	Ebenaceae	449	Myricaceae	406	Sapindaceae	438
Arecaceae	278	Ericaceae	452	Myristicaceae	240	Sapotaceae	445
Aristolochiaceae	247	Eriocaulaceae	290	Myrtaceae	416	Sarraceniaceae	455
Asparagaceae	266	Euphorbiaceae	355	Nyctaginaceae	324	Saxifragaceae	338
Asphodelaceae	272	Fabaceae	371	Nymphaeaceae	233	Scrophulariaceae	484
Asteraceae	508	Fagaceae	401	Oleaceae	477	Simaroubaceae	435
Begoniaceae	398	Gentianaceae	470	Onagraceae	414	Smilacaceae	259
Berberidaceae	312	Geraniaceae	348	Orchidaceae	273	Solanaceae	459
Betulaceae	404	Gesneriaceae	481	Orobanchaceae	484	Theaceae	452
Bignoniaceae	486	Haemodoraceae	282	Oxalidaceae	351	Typhaceae	290
Boraginaceae	462	Hamamelidaceae	342	Papaveraceae	314	Ulmaceae	389
Brassicaceae	420	Hyacinthaceae	269	Passifloraceae	367	Urticaceae	393
Bromeliaceae	287	Hydrangeaceae	441	Phyllanthaceae	359	Verbenaceae	490
Burseraceae	437	Hydrocharitaceae	254	Phytolaccaceae	323	Violaceae	364
Cactaceae	330	Hypericaceae	362	Piperaceae	245	Vitaceae	346
Campanulaceae	508	Illiciaceae	235	Plantaginaceae	481	Winteraceae	244
Cannabaceae	391	Iridaceae	272	Platanaceae	316	Xyridaceae	292
Cannaceae	306	Juglandaceae	408	Poaceae	296	Zingiberaceae	302
Caprifoliaceae	501	Juncaceae	292	Polemoniaceae	457	Zygophyllaceae	350
Caryophyllaceae	320	Lamiaceae	492	Polygalaceae	377		

Sumário

CAPÍTULO 1 **A Ciência da Sistemática Vegetal 1**

CAPÍTULO 2 **Método e Princípios de Sistemática Biológica 13**

CAPÍTULO 3 **Sistemática e Classificações das Angiospermas: Uma Perspectiva Histórica 39**

CAPÍTULO 4 **Evidências Taxonômicas: Caracteres Estruturais e Bioquímicos 53**

CAPÍTULO 5 **Sistemática Molecular 103**

CAPÍTULO 6 **A Evolução da Diversidade Vegetal 119**

CAPÍTULO 7 **Visão Geral da Filogenia das Plantas Verdes 153**

CAPÍTULO 8 **Licófitas, Samambaias e Gimnospermas 185**

CAPÍTULO 9 **Relações Filogenéticas das Angiospermas 225**

Apêndice 1: **Nomenclatura Botânica 543**

Apêndice 2: **Preparo e Identificação de Espécimes 553**

Sumário

CAPÍTULO 1 **A Ciência da Sistemática Vegetal 1**

CAPÍTULO 2 **Método e Princípios de Sistemática Biológica 13**

CAPÍTULO 3 **Sistemática e Classificações das Angiospermas: Uma Perspectiva Histórica 39**

CAPÍTULO 4 **Evidências Taxonômicas: Caracteres Estruturais e Bioquímicos 53**

CAPÍTULO 5 **Sistemática Molecular 103**

CAPÍTULO 6 **A Evolução da Diversidade Vegetal 119**

CAPÍTULO 7 **Visão Geral da Filogenia das Plantas Verdes 153**

CAPÍTULO 8 **Licófitas, Samambaias e Gimnospermas 185**

CAPÍTULO 9 **Relações Filogenéticas das Angiospermas 225**

Apêndice 1: **Nomenclatura Botânica 543**

Apêndice 2: **Preparo e Identificação de Espécimes 553**

Sumário Detalhado

CAPÍTULO 1
A Ciência da Sistemática Vegetal 1

O que queremos dizer com *vegetais*? 1
O que queremos dizer com *sistemática*? 2
O enfoque filogenético 3
  Como reconstruímos uma filogenia? 3
  O que é monofilia? 5
A sistemática vegetal na prática 6
Por que a sistemática é importante? 7
Objetivos e organização deste livro 11
Bibliografia citada e leituras recomendadas 12

CAPÍTULO 2
Métodos e Princípios de Sistemática Biológica 13

Como as filogenias são construídas? 13
Determinando a história evolutiva 14
  Caracteres, estados de caracteres e redes 15
  Árvores evolutivas e enraizamento 16
  Escolhendo árvores 18
  Avaliando a homoplasia 22
  Resumindo árvores evolutivas 24
  A probabilidade de modificação evolutiva em caracteres 25
  Podemos acreditar em uma árvore evolutiva? 27
Descrevendo a evolução: o mapeamento de caracteres em árvores 29
Construindo uma classificação 32
  Agrupando: grupos que recebem nomes são monofiléticos 32
  Nomeando: nem todos os grupos são nomeados 33
  Categorias: as categorias são arbitrárias 34
Comparando as classificações filogenéticas com as classificações derivadas do uso de outros métodos taxonômicos 35
Bibliografia citada e leituras recomendadas 37

CAPÍTULO 3
Sistemas de Classificação das Angiospermas: Uma Perspectiva Histórica 39

Classificação, natureza e estabilidade 40
Entendendo as relações entre grupos 41
Classificações e memória 45
A formação das categorias hierárquicas superiores 45
As classificações ao longo dos anos 50
Bibliografia citada e leituras recomendadas 51

CAPÍTULO 4
Evidências Taxonômicas: Caracteres Estruturais e Bioquímicos 53

Morfologia 53
- Duração e hábito 54
- Raízes 54
- Caules 55
- Gemas 56
- Folhas 56
- Morfologia floral 61

Biologia da polinização 67
- Síndromes de polinização 67
- Coevolução entre planta e polinizador 69
- Engodo e recompensas não-nutritivas na polinização das orquídeas 71
- Evitando a autopolinização 71

Inflorescências, frutos e sementes 72
- Tipos de frutos 75
- Sementes 78
- Dispersão de frutos e sementes 80

Anatomia 81
- Xilema e floema secundários 81
- Anatomia nodal 82
- Anatomia foliar 83
- Estruturas secretoras 84
- Cristais 85
- Organização do xilema e do floema no caule 86
- Anatomia floral e desenvolvimento 87

Embriologia 87
- Óvulos e megagametófitos 88
- Embrião e endosperma 88
- Agamospermia 89

Cromossomos 90
- Número cromossômico 90
- Estrutura dos cromossomos 92
- Métodos para o estudo dos cromossomos 93

Palinologia 93
- Desenvolvimento da antera 93
- Estrutura do pólen, viabilidade e métodos de estudo 94

Metabólitos Secundários 95
- Alcalóides 95
- Betalaínas e antocianinas 96
- Glucosinolatos 97
- Glicosídeos cianogênicos 97
- Poliacetilenos 97
- Terpenóides 97
- Flavonóides 98

Proteínas 99
Bibliografia citada e leituras recomendadas 99

CAPÍTULO 5
Sistemática Molecular 103

Fontes de dados de seqüências de DNA 104
Genomas vegetais 104
Gerando dados de seqüências de DNA 106
  Seqüenciamento de gene-a-gene 106
  Seqüenciamento de genomas inteiros 107
Análise de dados de seqüências de DNA 107
  Taxas de mutação 108
  Alinhamento de seqüências 108
  Técnicas de análise 108
  Árvores de genes *versus* árvores de espécies 109
Caracteres moleculares 110
  Genes de cloroplasto e espaçadores 112
  Genes mitocondriais 113
  Genes nucleares 113
Análise de sítios de restrição 115
Mapeando o genoma nuclear 116
Resumo 117
Bibliografia citada e leituras recomendadas 117

CAPÍTULO 6
A Evolução da Diversidade Vegetal 119

A diversidade vegetal é o resultado da evolução 120
A variação em populações e espécies vegetais 123
  Fontes de variação 123
  Padrões locais e geográficos de variação 125
Especiação 125
  Manutenção da diversidade *versus* fluxo gênico 127
  Classificação das barreiras de isolamento reprodutivo 128
Origem das barreiras de isolamento reprodutivo 132
  Hibridização e introgressão 132
  Poliploidia 140
  Sistemas reprodutivos 143
Conceitos de espécie 144
  Estudos de caso em espécies vegetais 146
  Parâmetros para o reconhecimento de espécies vegetais 148
Resumo 149
Bibliografia citada e leituras recomendadas 149

CAPÍTULO 7
Visão Geral da Filogenia das Plantas Verdes 153

Eventos de endossimbiose 154
"Algas" diversas 155
Viridófitas (plantas verdes) 156
  Clorófitas 157
  Estreptófitas 158
Embriófitas (plantas terrestres) 159
  Hepáticas 160
  Musgos 160
  Antóceros 161
  Relações filogenéticas entre as embriófitas 161
  Transição para o ambiente terrestre 162
Traqueófitas (plantas vasculares) 162
  Licófitas 165
  Eufilófitas 165
Espermatófitas (plantas com sementes) 168
  Principais características das espermatófitas 168
  Evolução inicial das espermatófitas 169
  Linhagens atuais de espermatófitas 171

CAPÍTULO 5
Sistemática Molecular 103

Fontes de dados de seqüências de DNA 104
Genomas vegetais 104
Gerando dados de seqüências de DNA 106
Seqüenciamento de gene-a-gene 106
Seqüenciamento de genomas inteiros 107
Análise de dados de seqüências de DNA 107
Taxas de mutação 108
Alinhamento de seqüências 108
Técnicas de análise 108
Árvores de genes *versus* árvores de espécies 109
Caracteres moleculares 110
Genes de cloroplasto e espaçadores 112
Genes mitocondriais 113
Genes nucleares 113
Análise de sítios de restrição 115
Mapeando o genoma nuclear 116
Resumo 117
Bibliografia citada e leituras recomendadas 117

CAPÍTULO 6
A Evolução da Diversidade Vegetal 119

A diversidade vegetal é o resultado da evolução 120
A variação em populações e espécies vegetais 123
Fontes de variação 123
Padrões locais e geográficos de variação 125
Especiação 125
Manutenção da diversidade *versus* fluxo gênico 127
Classificação das barreiras de isolamento reprodutivo 128
Origem das barreiras de isolamento reprodutivo 132
Hibridização e introgressão 132
Poliploidia 140
Sistemas reprodutivos 143
Conceitos de espécie 144
Estudos de caso em espécies vegetais 146
Parâmetros para o reconhecimento de espécies vegetais 148
Resumo 149
Bibliografia citada e leituras recomendadas 149

CAPÍTULO 7
Visão Geral da Filogenia das Plantas Verdes 153

Eventos de endossimbiose 154
"Algas" diversas 155
Viridófitas (plantas verdes) 156
Clorófitas 157
Estreptófitas 158
Embriófitas (plantas terrestres) 159
Hepáticas 160
Musgos 160
Antóceros 161
Relações filogenéticas entre as embriófitas 161
Transição para o ambiente terrestre 162
Traqueófitas (plantas vasculares) 162
Licófitas 165
Eufilófitas 165
Espermatófitas (plantas com sementes) 168
Principais características das espermatófitas 168
Evolução inicial das espermatófitas 169
Linhagens atuais de espermatófitas 171

Angiospermas (plantas com flores) 173
As flores e o ciclo de vida das angiospermas 175
A origem das angiospermas 175
Relações das angiospermas com outros grupos 176
Relações entre as angiospermas 178
Polinização, dispersão e formas de vida das angiospermas 180
Resumo 181
Bibliografia citada e leituras recomendadas 181

CAPÍTULO 8
Licófitas, Samambaias e Gimnospermas 185

LICÓFITAS 187
Lycopodiales 188
Lycopodiaceae 188 • Selaginellaceae 189
MONILÓFITAS (SAMAMBAIAS) 190
Psilotales 191
Psilotaceae 191
Ophioglossales 193
Ophioglossaceae 193
Equisetales 193
Equisetaceae 193
Samambaias Leptosporangiadas 194
Osmundales 197
Osmundaceae 197
Salviniales 198
Marsillaceae 198
Cyatheales 199
Cyatheaceae 199
Polypodiales 199
Dennstaedtiaceae 200 • Pteridaceae 201
Aspleniaceae 201 • Thelypteridaceae 202
"Woodsiaceae" 203 • Blechnaceae 203
Onocleaceae 204 • Dryopteridaceae 204
Polypodiaceae 205
GIMNOSPERMAS 206
Cycadales 206
Cycadaceae 207 • Zamiaceae 208
Ginkgoales 208
Ginkgoaceae 208
Coniferales (Coníferas) 210
Pinaceae 211 • Cupressaceae 215 • Podocarpaceae 217
Araucariaceae 218 • Taxaceae 219
Gnetales 220
Ephedraceae 220
Bibliografia citada e leituras recomendadas 221

CAPÍTULO 9
Relações Filogenéticas das Angiospermas 225

O GRADO ANITA 232
Amborellales 232
Amborellaceae 232
Nymphaeales 233
Nymphaeaceae 233
Austrobaileyales 235
Illiciaceae 235
O CLADO DAS MAGNOLÍDEAS 236
Magnoliales 236
Magnoliaceae 237 • Annonaceae 240
Myristicaceae 240
Laurales 242
Lauraceae 242
Canellales 244
Winteraceae 244
Piperales 245
Piperaceae 245 • Aristolochiaceae 247

UM CLADO DE POSIÇÃO INCERTA 248
Ceratophyllales 248
Ceratophyllaceae 248
MONOCOTILEDÔNEAS 249
Alismatales 249
Araceae 250 • Alismataceae 252 • Hydrocharitaceae 254 • Potamogetonaceae 256
Liliales 256
Liliaceae 257 • Colchicaceae 258 • Smilacaceae 259 • Melanthiaceae 260
Asparagales 262
Asparagaceae 266 • Ruscaceae 266 • Agavaceae 268 • Hyacinthaceae 269 • Alliaceae 270
Amaryllidaceae 270 • Asphodelaceae 272
Iridaceae 272 • Orchidaceae 273
Dioscoreales 275
Dioscoreaceae 275
MONOCOTILEDÔNEAS COMMELINÍDEAS 276
Arecales 278
Arecaceae 278
Commelinales 280
Commelinaceae 281 • Haemodoraceae 282
Pontederiaceae 283
Poales 285
Bromeliaceae 287 • Typhaceae 290 • Eriocaulaceae 290 • Xyridaceae 292 • Juncaceae 292 • Cyperaceae 294
Restionaceae 296 • Poaceae 296
Zingiberales 301
Zingiberaceae 302 • Marantaceae 304
Cannaceae 306
EUDICOTILEDÔNEAS (TRICOLPADAS) 307
Ranunculales 307
Menispermaceae 308 • Ranunculaceae 309
Berberidaceae 312 • Papaveraceae 314
Proteales e outras tricolpadas 316
Platanaceae 316 • Proteaceae 317
EUDICOTILEDÔNEAS-NÚCLEO 318
Caryophyllales 318
Caryophyllaceae 320 • Phytolaccaceae 323
Nyctaginaceae 324 • Amaranthaceae 324
Aizoaceae 327 • "Portulacaceae" 328
Cactaceae 330 • Droseraceae 332 • Polygonaceae 334
Santalales 334
Loranthaceae 336 • Santalaceae 338
Saxifragales 338
Saxifragaceae 338 • Crassulaceae 342
Hamamelidaceae 342 • Altingiaceae 344
CLADO DAS ROSÍDEAS 346
Vitales 346
Vitaceae 346
Geraniales 348
Geraniaceae 348
Fabídeas (Eurosídeas I) 350
Zygophyllales 350
Zygophyllaceae 350
Oxalidales 351
Oxalidaceae 351
Celastrales 351
Celastraceae 351
Malpighiales 353
Malpighiaceae 353 • Euphorbiaceae 355
Phyllanthaceae 359 • Clusiaceae 362
Hypericaceae 362 • Rhizophoraceae 364
Violaceae 364 • Passifloraceae 367 • Salicaceae 367
Fabales 371
Fabaceae 371 • Polygalaceae 377
Rosales 377
Rosaceae 379 • Rhamnaceae 388 • Ulmaceae 389
Cannabaceae 391 • Moraceae 392 • Urticaceae 393
Cucurbitales 396
Cucurbitaceae 396 • Begoniaceae 398
Fagales 400
Fagaceae 401 • Betulaceae 404 • Casuarinaceae 406 • Myricaceae 406 • Juglandaceae 408
Myrtales: *Incertae Sedis* dentro de Rosídeas 410
Lythraceae 412 • Onagraceae 414 • Combretaceae 416 • Myrtaceae 416 • Melastomataceae 418
Malvídeas (Eurosídeas II) 420
Brassicales 420
Brassicaceae 420
Malvales 423
Malvaceae 424 • Cistaceae 427 • Dipterocarpaceae 429
Sapindales 429
Rutaceae 429 • Meliaceae 432 • Simaroubaceae 435
Anacardiaceae 435 • Burseraceae 437 • Sapindaceae 438
CLADO DAS ASTERÍDEAS (SYMPETALAE) 441
Cornales 441
Hydrangeaceae 441 • Loasaceae 443 • Cornaceae 443
Ericales 445
Sapotaceae 445 • Ebenaceae 449 • Primulaceae 450
Theaceae 452 • Ericaceae 452 • Sarraceniaceae 455
Lecythidaceae 455 • Polemoniaceae 457

ASTERÍDEAS-NÚCLEO 458
Lamídeas (Euasterídeas I) 459
Solanales 459
Solanaceae 459 • *Convolvulaceae 462*
Boraginaceae 462
Gentianales 466
Rubiaceae 469 • *Gentianaceae 470* • *Apocynaceae 471*
Lamiales 475
Oleaceae 477 • *Gesneriaceae 481*
Plantaginaceae 481 • *Scrophulariaceae 484*
Orobanchaceae 484 • *Bignoniaceae 486*
Acanthaceae 486 • *Lentibulariaceae 488*
Verbenaceae 490 • *Lamiaceae 492*
Campanulídeas (Euasterídeas II) 494
Aquifoliales 494
Aquifoliaceae 494
Apiales 494
Apiaceae 495 • *Araliaceae 499*
Dipsacales 501
Caprifoliaceae 501 • *Adoxaceae 504*
Asterales 506
Campanulaceae 508 • *Asteraceae 508*
Bibliografia citada e leituras recomendadas 516

APÊNDICE 1: Nomenclatura Botânica 543

Nomes científicos 543
Argumentos contra o uso de hierarquias nas classificações 548
Pronúncia de nomes científicos 549
Princípios nomenclaturais 549
Requisitos para nomear uma espécie nova 550
Nomes de híbridos 550
Plantas cultivadas 550
Resumo 551
Bibliografia citada e leituras recomendadas 551

APÊNDICE 2: Preparo e Identificação de Espécimes 553

Coletando plantas 553
Prensando e secando plantas 554
Montando e processando espécimes de herbário 556
Conservação e legislação 556
Identificação das plantas 557
Chaves 557
Floras e monografias 558
A sistemática vegetal na internet 560
Herbários, jardins botânicos e especialistas 562
Bibliografia citada e leituras recomendadas 563

Glossário 567

Créditos das Fotografias 585

Índice Taxonômico 587

Índice 605

1

A Ciência da Sistemática Vegetal

"... Caracteres que, segundo os naturalistas, mostram uma verdadeira afinidade entre duas ou mais espécies são aqueles que foram herdados de um ancestral em comum, portanto toda classificação verdadeira é genealógica".

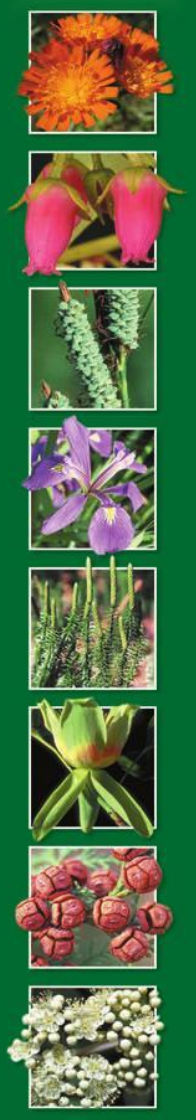
Charles Darwin 1859: 391

O que é exatamente a sistemática vegetal? A pergunta se torna mais difícil de responder se considerarmos que *vegetal* e *sistemática* são bastante difíceis de definir. Considerar estes conceitos em detalhes nos ajudará a definir melhor esta ciência e a esclarecer nossos propósitos.

O que queremos dizer com *vegetais*?

A maioria das pessoas tem uma noção intuitiva do que é uma planta ou vegetal: um ser vivo verde e que não se desloca. Para alguns, o conceito de vegetais abrange os fungos, que não são verdes. Os departamentos de botânica e biologia vegetal em muitos colégios e universidades também incluem *micologistas* (pessoas que estudam os fungos). Para alguns, a palavra *vegetal* se restringe a organismos verdes de ambientes terrestres e aquáticos. No entanto, os organismos fotossintéticos aquáticos abrangem uma enorme diversidade de formas de vida, incluindo algas verdes e não-verdes e grupos relacionados.

Para os propósitos deste livro, consideraremos as plantas verdes, uma grande linhagem que inclui as assim chamadas algas verdes e as plantas terrestres (Figura 1.1). Assim definidas, as plantas verdes partilham certo número de caracteres, incluindo (1) a presença dos pigmentos fotossintéticos clorofila *a* e *b*; (2) reserva de carboidratos, em geral na forma de amido; e (3) a presença de dois flagelos anteriores em forma de chicote em algum momento do ciclo de vida (com freqüência modificados ou às vezes perdidos).



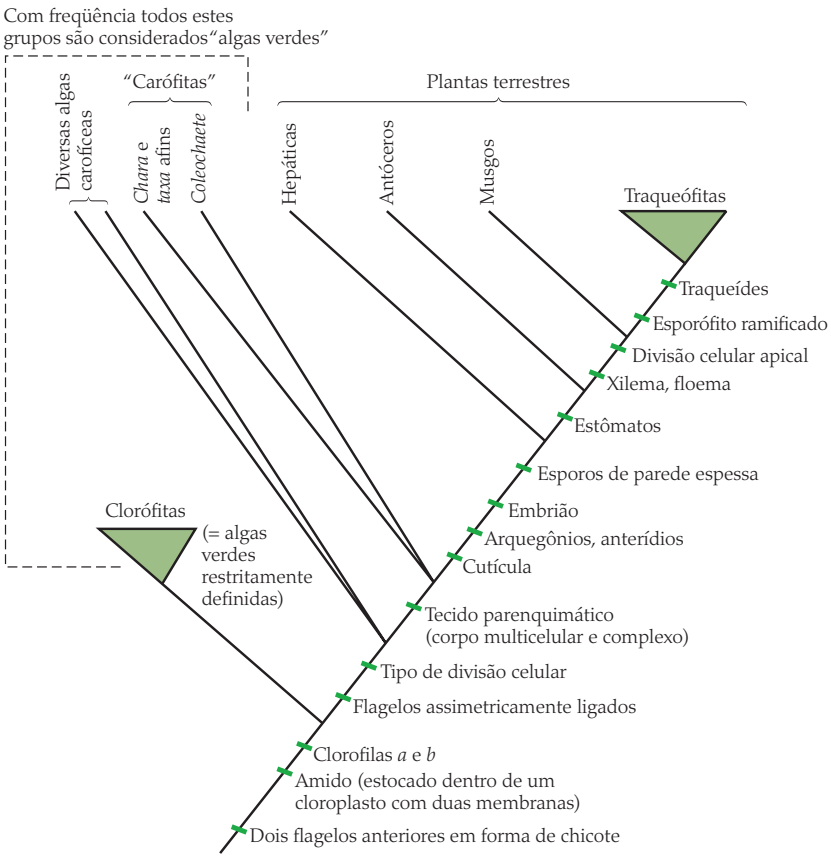


FIGURA 1.1 Filogenia das plantas verdes (ilustrada em uma árvore filogenética). Atributos estruturais que caracterizam grupos são indicados nos ramos onde se acredita que estes caracteres tenham evoluído. As relações filogenéticas entre hepáticas, antóceros e musgos não estão claras; ver também Figura 7.6.

Dentro das plantas verdes, nos concentraremos nas plantas terrestres, ou **embriófitas** (das quais, na verdade uma pequena parte vive na água), cujo grupo atual mais próximo são as "carófitas", um grupo de algas verdes. As plantas terrestres apresentam histórias de vida com duas gerações (um esporófito diplóide e um gametófito haplóide), esporos de paredes espessas, um estágio embrionário no ciclo de vida, estruturas especializadas que protegem os gametas (arquegônios para os óvulos e anterídios para os gametas masculinos) e uma cutícula (uma camada cerosa protetora acima das células epidérmicas). Junto com estes caracteres morfológicos em comum, numerosos caracteres de DNA sustentam que este grupo é **monofilético**, isto é, as *plantas* representam um único ramo da árvore da vida.

As plantas terrestres consistem em três grupos bem pequenos – hepáticas, antóceros e musgos – e as **traqueófitas.** *Tracheo* refere-se à presença de traqueídes (células especializadas para o transporte de líquidos) e o sufixo grego *phyton* significa planta. As traqueófitas às vezes são referidas como **plantas vasculares** e de longe são o maior grupo de plantas verdes, incluindo cerca de 260.000 espécies. Elas constituem a vegetação dominante na maior parte da superfície terrestre e são o foco principal deste livro.

Dentre todas as traqueófitas, apenas umas 12.000 não são **plantas com flores,** ou **angiospermas.** As angiospermas sobrepassam de longe o resto das traqueófitas pela sua importância para os ecossistemas terrestres, a nutrição humana, a medicina e o bem-estar em geral. Por isso, a maior parte deste livro é dedicada às angiospermas.

O que queremos dizer com *sistemática*?

Mesmo quando este livro se focaliza principalmente nas angiospermas, os princípios básicos de sistemática aqui enunciados se aplicam a todos os organismos. **Sistemática** é a ciência da diversidade dos organismos. Envolve a descoberta, a descrição e a interpretação da diversidade biológica, bem como a síntese da informação sobre a diversidade, na forma de sistemas de classificação preditivos. De acordo com o paleontólogo George Gaylord Simpson (1961: 7), "A sistemática é o estudo científico da diversidade dos organismos e de qualquer e todas as relações entre eles". Esta visão é tão ampla que poderia abranger aquilo que normalmente consideramos ecologia, ou talvez outras disciplinas. Portanto, é necessário considerar em detalhes os tipos de relações entre organismos que preocupam especificamente os sistematas.

Em nossa opinião, o propósito fundamental da sistemática é descobrir todos os ramos da árvore evolutiva da vida, documentar as modificações que ocorreram durante a evo-

lução desses ramos e, até onde for possível, descrever todas as espécies (os ápices dos ramos da árvore da vida). Assim, a sistemática é o estudo da diversidade biológica que existe hoje na Terra e da sua história evolutiva.

Os sistematas tentam reconstruir a crônica inteira dos eventos evolutivos, incluindo a separação de populações em linhagens diferentes e quaisquer outras modificações evolutivas nas características dos organismos associados com estes eventos de divergência, bem como com os períodos entre tais eventos. Uma finalidade secundária, porém crítica, da sistemática é converter o conhecimento sobre a árvore da vida (dos ramos terminais – as espécies – e as relações entre estes) em um sistema de classificação não-ambíguo, que possa assim nortear nossa compreensão sobre a vida e o mundo que nos rodeia. Este é o *enfoque filogenético* na sistemática.

Defendemos explicitamente a idéia de que a sistemática não é apenas uma ciência descritiva, mas que também procura descobrir relações evolutivas e entidades evolutivas reais que são o resultado do processo de evolução. Tomemos como ponto de partida a separação de uma linhagem em duas ou mais. Estudamos então as modificações evolutivas que ocorreram (e continuarão ocorrendo) dentro das linhagens. Nosso objetivo é reconstruir a história da separação das linhagens e a história das suas modificações de modo tão acurado quanto possível pelo levantamento da maior quantidade possível de informação que nos permita resolver o problema. Os sistematas continuamente elaboram hipóteses sobre a existência de ramos na árvore da vida e testam estas idéias com evidências provindas de uma ampla variedade de fontes. Hipóteses alternativas são avaliadas e algumas são provisoriamente escolhidas dentre outras.

Alguns sistematas vêem seu trabalho de um modo diferente. Eles pensam em si próprios como simplesmente descrevendo semelhanças e diferenças evidentes entre organismos ao nosso redor, sem referir-se a uma teoria. Eles enxergam os diagramas ramificados (como os das Figuras 1.1 e 1.2) e as classificações (ver Figura 1.5) apenas como ilustrações eficientes das semelhanças e diferenças entre organismos. De acordo com tal ponto de vista, as entidades aceitas pelos sistematas nada mais são do que resumos das informações observadas, ao tempo que, em nosso ponto de vista, estas entidades representam ramos hipotéticos na árvore da vida. Assim, nosso enfoque se estende além da somatória de informações disponíveis e nos leva a efetuar afirmações sobre entidades que não podemos observar, mas cuja existência podemos inferir em decorrência do processo evolutivo.

A tensão entre enfoques neutrais e baseados em teorias permeia a história da ciência. Sempre existiram pesquisadores que acreditam que observações neutrais são possíveis e desejáveis, e existem aqueles que preferem definir os termos básicos da disciplina científica na forma de operações particulares efetuadas nos dados. Existem também aqueles (como os autores deste livro) cujos conceitos, definições e procedimentos de inferência estão explicitamente baseados em teorias e que gostariam de ir além dos dados levantados e efetuar generalizações.

Para alguns, a distinção que acabamos de fazer pode parecer pequena, e na prática, a verdade é que sistematas com diferentes pontos de vista sobre suas atividades conduzem suas pesquisas de modo muito semelhante. Enfatizamos aqui as diferenças porque isso poderá ajudar alguns leitores a compreender parte da literatura sobre a sistemática e porque nos ajuda a explicar nossa própria orientação sobre a sistemática vegetal. Mais importante, ao longo deste livro, nos focalizaremos em como interpretamos todos os tipos de evidência em relação ao propósito fundamental da sistemática aqui enunciado. A sistemática ocupa uma posição central na biologia evolutiva e está desempenhando uma função cuja importância vem gradualmente aumentando para outras disciplinas, como ecologia, biologia molecular, biologia do desenvolvimento, antropologia e até para a lingüística e a filosofia.

O enfoque filogenético

Nossa visão da sistemática vegetal explica uma idéia que surgirá inúmeras vezes ao longo do livro: que a sistemática está ligada direta e fundamentalmente ao estudo da evolução em geral, desde o estudo de fósseis até o estudo de modificações genéticas em populações locais. Esta conexão básica é extraordinariamente simples: estudos sobre o processo evolutivo se beneficiam (em geral, muito!) do conhecimento daquilo que deduzimos que aconteceu durante a evolução da vida na Terra. Por exemplo, quando elaboramos uma hipótese sobre a evolução de uma característica em particular de um organismo, assumimos que o caráter em questão de fato evoluiu dentro do grupo em estudo. Além disso, tais hipóteses em geral se apóiam em conhecimentos sobre a condição precursora a partir da qual este caráter se desenvolveu.

Este tipo de informação sobre as seqüências de eventos evolutivos é obtida pelos sistematas que reconstroem a **filogenia** (a história evolutiva) de um grupo de organismos. De modo semelhante, estudos sobre as taxas de modificações evolutivas, das idades e padrões de diversificação de linhagens dependem diretamente do conhecimento sobre relações filogenéticas.

Como reconstruímos uma filogenia?

Uma filogenia consiste em conjuntos simples de afirmações da seguinte natureza: os grupos A e B estão mais proximamente relacionados entre si do que qualquer um deles o está com C. Consideremos um exemplo simples envolvendo três integrantes da família das rosas (Rosaceae): amora-do-mato, framboesa e cereja (Figura 1.2). De acordo com a frase "pelos seus frutos os conhecereis", podemos inferir relações evolutivas utilizando apenas os frutos como evidências. A amora-do-mato e a framboesa apresentam numerosos frutos pequenos, carnosos (drupas) e agrupados (ver Capítulo 4 para uma descrição dos tipos de frutos). Os frutos da cereja também são drupas, mas são solitários e muito maiores que os dos outros dois *taxa*.

Com tais informações sobre os frutos dessas três plantas, podemos inferir que a amora-do-mato e a framboesa estão mais proximamente relacionadas entre si do que com a cereja. Isto equivale a dizer que a amora-do-mato e a framboe-

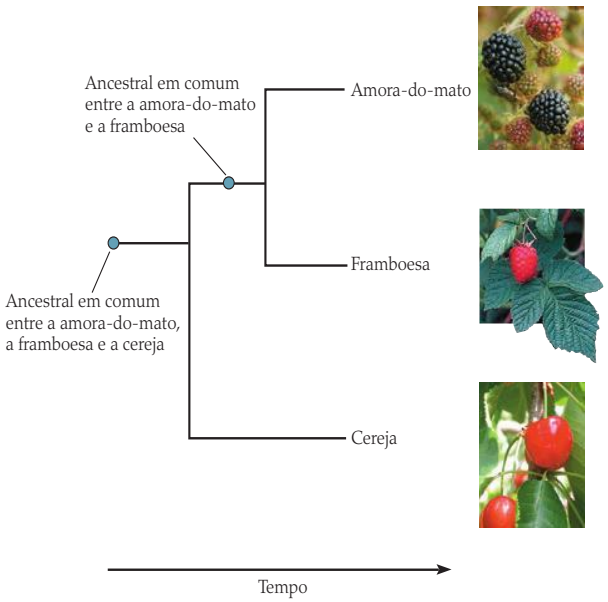


FIGURA 1.2 Uma filogenia simples de três integrantes da família das roseiras.

sa partilham um **ancestral em comum** mais recente do que aquele ancestral comum partilhado com a cereja. A amora-do-mato e a framboesa são chamadas de **grupos-irmãos** ou parentes mais próximos. Uma grande quantidade de evidências provindas de caracteres estruturais, químicos e seqüências de DNA leva à mesma conclusão sobre as relações entre tais plantas. Podemos representar estas relações filogenéticas na forma de um diagrama conhecido como **árvore evolutiva** (também conhecida como **árvore filogenética** ou **cladograma**). Este livro contém grande variedade destas árvores; o da Figura 1.2 é uma das mais simples.

Mais formalmente, uma árvore filogenética é um diagrama que resume as relações entre ancestrais e descendentes. Imagine uma população de organismos muito semelhantes entre si. Por algum motivo, a população se divide em duas populações e estas divergem e evoluem independentemente. Em outras palavras, duas **linhagens** (seqüências ancestrais-descendentes de populações) se estabelecem. Sabemos que isso aconteceu porque integrantes das duas novas populações adquirem, por meio de mutações, características novas nos seus genes e, possivelmente, modificações na forma, ou **morfologia**. Tais modificações morfológicas fazem com que os integrantes de uma população se pareçam entre si e sejam diferentes dos integrantes das outras populações ou da população ancestral. Estas características são as evidências da evolução.

Por exemplo, um grupo de plantas produzirá uma progênie que é geneticamente relacionada com seus parentais, como indicado pelas linhas na Figura 1.3. A progênie se reproduzirá dando lugar a outra progênie, de modo que podemos ver a população ao longo de muitas gerações, com conexões genéticas indicadas por linhas.

Se por algum motivo uma população se divide em duas populações separadas, cada população terá seu próprio conjunto de conexões e eventualmente adquirirá caracteres distintos. Por exemplo, na população hipotética da Figura 1.3, a população à direita desenvolve flores vermelhas e o caule da população à esquerda se torna lenhoso. Estas modificações são evidências de que cada população constitui uma linhagem separada. O processo pode repetir-se e cada uma das

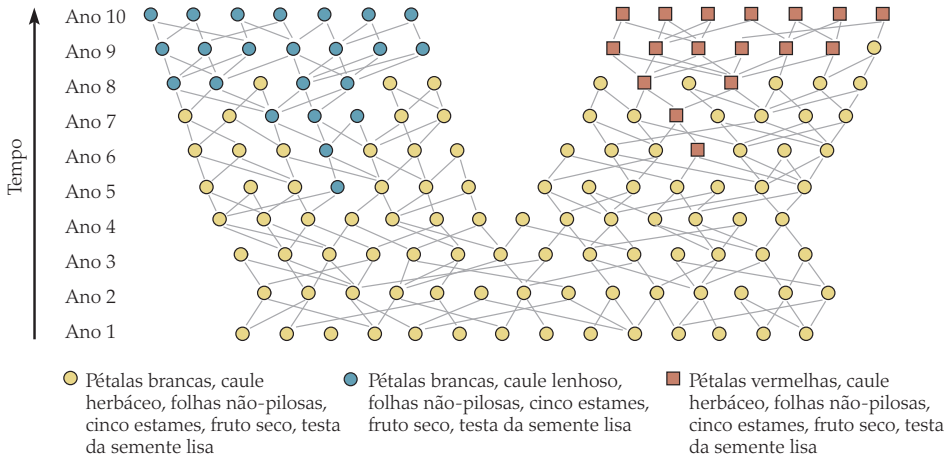


FIGURA 1.3 Evolução de duas linhagens hipotéticas de plantas. Cada círculo ou quadrado representa um indivíduo. As linhas se estendem de baixo para cima, a partir de cada planta em direção aos seus descendentes, e para baixo, em direção aos parentais de cada indivíduo. No ano 4, por algum motivo, a população se divide em duas. Uma mutação na população à esquerda produz uma mudança de caule herbáceo para lenhoso que é transmitida aos descendentes. Ao longo do tempo, as plantas lenhosas gradualmente substituem as herbáceas na população. Uma mutação diferente no grupo da direita nos leva a um grupo de plantas com flores vermelhas ao invés de brancas.

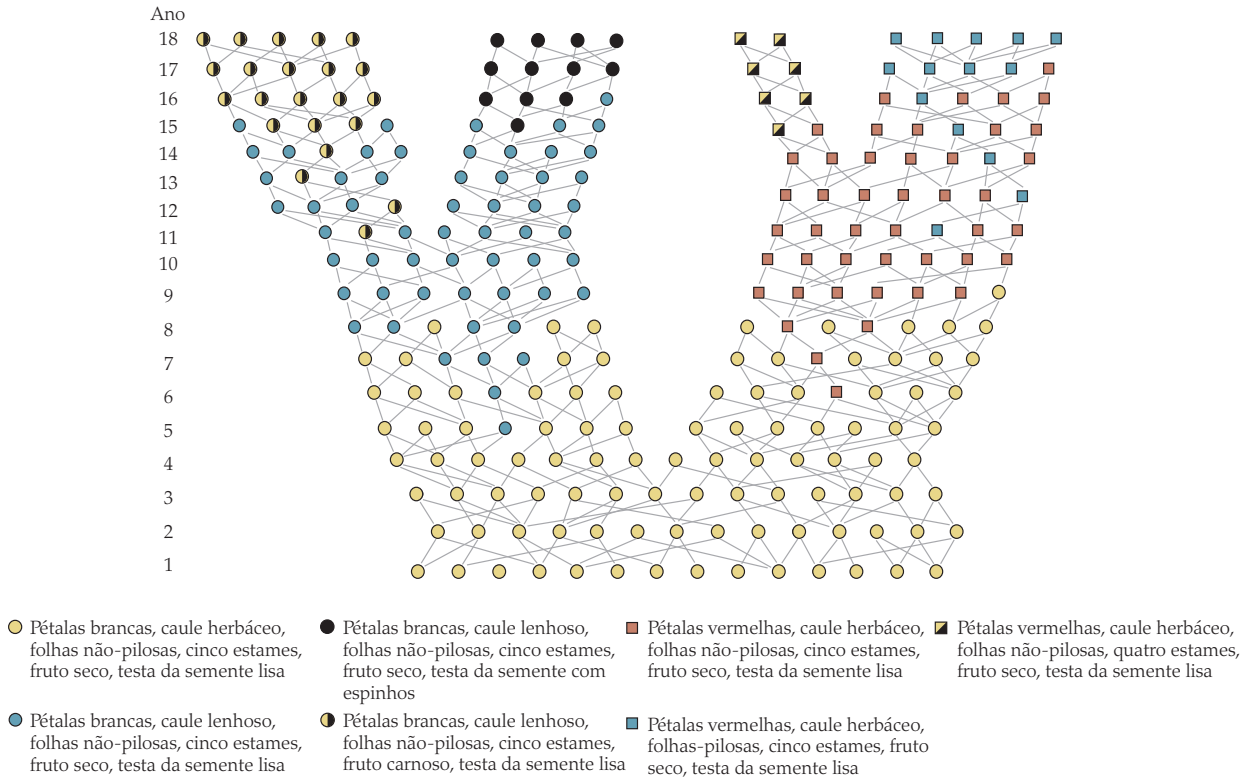


FIGURA 1.4 O mesmo conjunto hipotético de plantas da Figura 1.3 após 8 anos e outras duas divisões.

novas populações poderá dividir-se novamente, com cada uma das novas populações adquirindo um novo conjunto de caracteres. Algumas das plantas lenhosas agora apresentam frutos carnosos e outro grupo apresenta a testa da semente provida de espinhos. Ao mesmo tempo, parte das plantas com flor vermelha apresenta apenas quatro estames e outro conjunto de plantas de flor vermelha apresenta folhas pilosas (Figura 1.4).

As características das plantas, tais como cor da flor ou estrutura do caule, são geralmente denominadas **caracteres.** Cada caráter pode apresentar valores diferentes ou **estados de caráter**. Em nosso exemplo, o caráter "cor da flor" apresenta dois estados: branco e vermelho. O caráter "estrutura do caule" também apresenta dois estados: herbáceo e lenhoso. Plantas com o mesmo estado de caráter estão mais provavelmente relacionadas entre si do que plantas com diferentes estados de caráter.

O ponto crítico deste exemplo é que caracteres como pétalas vermelhas e caules lenhosos são *novos*: eles são **derivados** (ou apomórficos) em relação à população ancestral que apresentava flores brancas e caules herbáceos (não lenhosos). Apenas caracteres derivados como estes nos indicam que uma nova linhagem se estabeleceu. A retenção de estados de caráter antigos (flores brancas, caule herbáceo, folhas não pilosas, cinco estames, fruto seco, semente com testa lisa) não nos informa nada sobre o que aconteceu.

Um estado de caráter derivado poderá tornar-se ancestral em um momento posterior. Na Figura 1.4, caules lenhosos são derivados em relação à população original, mas são ancestrais em relação aos grupos com frutos carnosos ou com sementes de testa provida de espinhos.

O que é monofilia?

De que modo um sistemata utiliza uma filogenia para decidir a quais grupos de organismos, ou ***taxa*** (em singular **táxon**), deve dar nome em uma classificação? Um enfoque filogenético exige que cada táxon seja um grupo **monofilético,** definido como um grupo que contém um ancestral e todos seus descendentes (*mono*, única; *phyllum*, linhagem). O exemplo na Figura 1.2 ilustra como identificamos *taxa* monofiléticos. Apenas como exemplo didático, assumamos que Rosaceae contém apenas os três grupos da figura (claro que é uma família muito maior; ver Capítulo 9), que os três *taxa* são monofiléticos e que a figura ilustra as verdadeiras relações filogenéticas entre eles. Há três possíveis arranjos dos *taxa*: (1) amora-do-mato e framboesa, (2) cereja e amora-do-mato e (3) cereja e framboesa.

Quais desses arranjos representam grupos monofiléticos? Apenas o conjunto 1 inclui todas as entidades de um único ramo da árvore filogenética, ou seja, apenas o conjunto 1 contém todos os descendentes de um único ancestral e é monofilético. Grupos monofiléticos também são denominados **clados.**

Outro modo de entender a monofilia é pensar que um grupo monofilético é aquele que pode ser removido de uma árvore filogenética com um único "corte". Veja a Figura 1.2 e observe que a remoção do grupo 2 (cereja e amora-do-mato) necessitaria de dois cortes. Em geral, a remoção de grupos não-monofiléticos de árvores filogenéticas maiores requer mais do que dois cortes.

Esta definição de monofilia em particular foi adotada apenas recentemente (ver Capítulo 3), e muitos grupos tradicionalmente aceitos de plantas não são monofiléticos de acordo com tal definição. Um exemplo de grupos familiares que não são monofiléticos são as "dicotiledôneas". Este grupo apresenta caracteres como presença de dois cotilédones e flores com peças periânticas em número igual ou múltiplo de 4 ou 5, que fazem com que sejam reconhecidas facilmente. No entanto, elas não constituem um grupo monofilético. As monocotiledôneas, que aparentemente são monofiléticas), são também descendentes do ancestral comum das "dicotiledôneas", e as monocotiledôneas estão inseridas dentro destas. Assim, o grupo "dicotiledôneas" não contém todos os descendentes de um único ancestral, e é necessário mais de um corte para removê-las da árvore da vida.

O Capítulo 2 discute a monofilia em mais detalhes, bem como as formas em que interpretamos as evidências a favor ou contra ela. Para manter o enfoque filogenético deste livro, aceitaremos apenas grupos monofiléticos. Por exemplo, rejeitamos as "dicotiledôneas" como grupo formal e indicamos este e quaisquer outros grupos não-monofiléticos entre aspas. Um grupo monofilético pode ser reconhecido como tal pelos caracteres derivados compartilhados pelos seus integrantes (sinapomorfias). **Sinapomorfias** são estados de caráter que surgiram no ancestral de um grupo e que estão presentes em todos os seus integrantes (mesmo que às vezes de forma modificada). O conceito de sinapomorfia foi formalizado pela primeira vez por Hennig (1966) e Wagner (1980). Em anos recentes, a possibilidade de seqüenciar nucleotídeos de DNA permitiu a comparação de seqüências gênicas de diferentes organismos na busca por sinapomorfias. Tal tipo de estudo é a base da **sistemática molecular,** descrita no Capítulo 5. Os resultados dessa disciplina, com freqüência, viram pelo avesso pontos de vista aceitos por muito tempo sobre as relações filogenéticas entre determinados organismos.

Em alguns casos, a evidência a favor ou contra a monofilia de um grupo não é inequívoca. Por exemplo, as gimnospermas atuais, um grupo de plantas que inclui os pinheiros e os ciprestes, não são monofiléticas de acordo com algumas análises e são monofiléticas de acordo com outras. Estudos moleculares recentes em geral sustentam a monofilia das gimnospermas atuais, mas é possível que estudos posteriores contradigam esta visão. Provisoriamente, reconhecemos as gimnospermas como um grupo monofilético na nossa classificação. Discussões mais extensas sobre estes tópicos complexos podem ser encontradas nos Capítulos 7 e 8.

Uma importante exceção da regra da monofilia ocorre no reconhecimento de *taxa* no nível de espécies. O problema da aplicação do conceito de monofilia nas espécies está relacionado com a natureza das relações abaixo e acima do nível de espécie. Acima do nível de espécie, a árvore da vida separa-se em geral na forma de ramos, como nas Figuras 1.1 e 1.2. Isto é assim porque os *taxa* nessas árvores não se cruzam ou hibridizam entre si. Dentro das espécies, no entanto, os ramos se unem devido à reprodução entre os integrantes das espécies. Assim, durante a separação de uma espécie em duas, podem ocorrer eventos reprodutivos entre integrantes das linhagens em formação, de modo que não é possível identificar um único ancestral comum a ambas ou cada uma das espécies. Este e outros problemas em relação as espécies são discutidos no Capítulo 6.

A sistemática vegetal na prática

A classificação e a identificação são duas importantes atividades dos sistematas. A **classificação** consiste em localizar uma entidade em um sistema de inter-relações logicamente organizado. Este sistema é geralmente hierárquico, compondo-se de grupos grandes e inclusivos de organismos, tais como o reino vegetal, que inclui todas as plantas verdes, que por sua vez contêm grupos menos abrangentes sucessivamente inseridos, tais como ordens, famílias, gêneros e espécies. Os maiores e mais inclusivos grupos de seres vivos são os três grandes **domínios** da vida: Bacteria, Archaea (ambos contendo organismos unicelulares e procariontes) e Eukarya (organismos uni ou multicelulares, mas todos eucariontes). O domínio Eukarya é definido por muitas sinapomorfias, incluindo a presença de um núcleo celular.

Dentro de Eukarya, encontramos muitos organismos predominantemente unicelulares, em geral incluídos nos protistas, e três reinos monofiléticos de organismos multicelulares: animais, fungos e plantas verdes. Estudos filogenéticos abrangem grupos desde o nível de domínio até o de espécie. A Figura 1.5 apresenta o exemplo da localização de uma espécie de planta (*Solidago sempervirens*), em um sistema hierárquico de classificação (ver também Apêndice 1). Cerca de 1,5 milhão de organismos foram descritos e nomeados, mas a Terra provavelmente sustenta 10 a 20 vezes esse número de espécies.

A sistemática abrange a disciplina da **taxonomia,** palavra ligada ao termo *táxon*. Em taxonomia, grupos de organismos são descritos e nomes científicos lhes são designados. O nome de um táxon nos dá acesso à informação disponível sobre ele. Por isso, é importante que todos os grupos de plantas tenham um nome que sirva de referencial. Isto é especialmente importante no nível de espécie, uma hierarquia taxonômica de especial importância e utilidade para a humanidade. A aplicação de nomes científicos é a finalidade da **nomenclatura biológica** (ver Apêndice 1).

A **identificação** envolve determinar se uma planta desconhecida pertence a um grupo já conhecido de plantas. Em regiões temperadas, onde geralmente a flora é bem conhecida, é possível associar cada planta com um nome. Um consultor ambiental, durante a execução de um levantamento florístico, poderá, por exemplo, encontrar uma espécie de

Solidago sempervirens

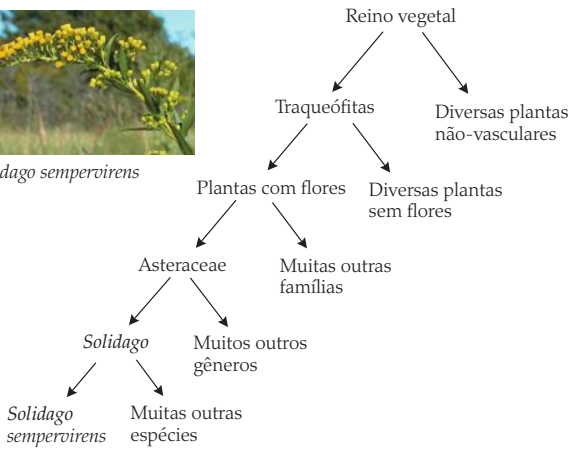


FIGURA 1.5 Parte de uma classificação hierárquica, mostrando a localização da espécie *Solidago sempervirens*. Setas que apontam para baixo indicam grupos inseridos dentro dos grupos acima deles. Em todos os casos, uma seta leva a um grupo contendo *Solidago sempervirens* e a outra a todos os outros grupos no mesmo nível hierárquico. (Foto de David McIntyre.)

Solidago (Asteraceae) e, eventualmente, poderá reconhecê-la como integrante desse gênero sem ter, no entanto, certeza sobre a espécie. As espécies desse gênero são às vezes de difícil identificação. O consultor deve registrar informações sobre a planta para poder identificá-la, mas não quer danificar a planta, pois suspeita que possa ser rara ou tratar-se de uma espécie ameaçada. Assim, ele toma cuidadosas notas e fotografias, de modo a documentar o aspecto da planta. Se apropriado e conveniente, pode ser de ajuda coletar um único espécime, que será preservado por meio de prensagem e secagem (ver Apêndice 2) e utilizado para poder identificar a planta com certeza.

A forma mais rápida de identificar um espécime botânico é consultar um botânico profissional ou um naturalista bem treinado e conhecedor da flora da região; também pode-se consultar a literatura pertinente. Existem livros dedicados à nomenclatura e à descrição de plantas, alguns abrangendo as plantas em geral, outros focalizando-se em parte de uma flora específica.

Uma terceira via para identificar plantas é visitar um **herbário,** um tipo de instituição cuja função é abrigar coleções científicas de plantas e cuja existência é um padrão dentro de universidades e instituições botânicas. Nessas instituições, é possível comparar as informações que temos (espécimes, fotos) com espécimes já determinados e depositados. A Internet vem se tornando uma ferramenta de importância cada vez maior para a identificação de plantas e nela encontramos imagens de plantas e chaves *online* (Farr 2006).

A identificação de plantas é mais desafiadora nos trópicos, não apenas porque estes contêm mais espécies do que as regiões temperadas, mas também porque, em geral, floras tropicais são menos estudadas. Uma enorme quantidade de espécies tropicais ainda precisa ser reconhecida, coletada, descrita e nomeada. Aqui, a função do especialista é crítica. No entanto, a cada ano o número de especialistas diminui.

Por que a sistemática é importante?

A sistemática é essencial para nossa compreensão e comunicação sobre o mundo natural. As atividades básicas da sistemática (classificação e nominação) são metodologias antigas para lidar com informações sobre o mundo natural, sendo que, no início da evolução cultural humana, elas já produziam classificações sofisticadas de organismos de importância para o ser humano. Dependemos de muitas espécies para obter alimento, abrigo, fibras ou vestimentas, papel, medicamentos, ferramentas, corantes, assim como para uma grande quantidade de outras finalidades. Conhecemos ou podemos prever utilizações para uma biota, em parte devido ao nosso conhecimento sistemático dela.

Embora a classificação sempre tenha sido uma atividade focalizada em descrever e agrupar organismos, apenas em tempos recentes esta tem-se envolvido com relações filogenéticas e evolutivas. A publicação de *A Origem das Espécies*, em 1859, por Charles Darwin, estimulou a incorporação das relações gerais e evolutivas dos organismos nas classificações, uma meta em andamento e que deve ainda ser completada (de Queiroz e Gauthier 1992). Um passo crítico neste processo foi o desenvolvimento de uma perspectiva filogenética, para a qual contribuíram Willi Hennig (um entomólogo alemão, 1913-1976), Walter Zimmermann (um botânico alemão, 1892-1980), Warren H. Wagner, Jr. (um botânico americano, 1920-2000) e muitos outros.

Quanto mais uma classificação reflita a história filogenética e evolutiva de um grupo, mais preditiva ela será. Por exemplo, a descoberta de certos precursores da cortisona em certas espécies de inhame do gênero *Dioscorea* (Dioscoreaceae; ver Capítulo 9) promoveu a busca e o subseqüente achado de maiores concentrações desse composto em outras espécies do gênero (Jeffrey 1982). O fato de tais espécies serem próximas dos inhames fez com que fosse provável que partilhassem caracteres geneticamente controlados, como a presença de compostos químicos.

Assim, o conhecimento sobre sistemática de plantas guia a busca por plantas de potencial importância econômica. Na década de 1960, durante estudos sobre as plantas nativas dos Andes peruanos, o botânico Hugh Iltis coletou espécies do gênero *Solanum,* que inclui a batata e o tomate. Iltis sabia que parentes selvagens do tomate poderiam ser úteis no melhoramento dos tomates cultivados e enviou sementes de um táxon desconhecido ao geneticista Charles Rick, na Califórnia. Este descreveu a espécie nova com o nome *Solanum chmielewskii* (em homenagem a Tadeusz Chmielewskii, um geneticista polonês que se dedicou aos tomates). Rick cruzou essa espécie com os tomates cultivados, introduzindo genes que melhoraram o sabor dos tomates (Rick 1982). Avanços similares (há centenas de exemplos semelhantes) permitiram o aumento das colheitas, a resistência a doenças e outros atributos desejáveis em variedades horticulturais. A sistemática é também crítica em ciências biológicas que envolvem a biodiversidade, como biologia da conservação, ecologia e etnobotânica.

A sistemática avança nosso conhecimento sobre a evolução, pois estabelece um contexto histórico de compreensão para uma grande variedade de fenômenos biológicos, tais

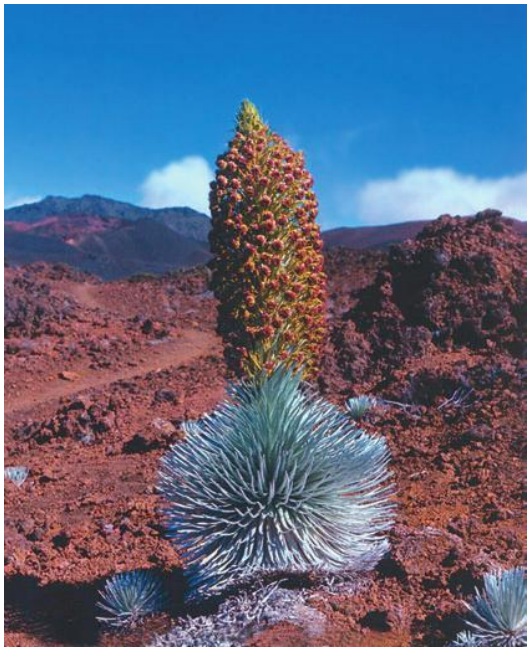


FIGURA 1.6 Hábito de *Argyroxiphium sandwicense*, mostrando a roseta basal de folhas em forma de espada e a inflorescência volumosa, que pode atingir até 2 m de altura. (Foto: cortesia de Sherwin Carlquist e da Botanical Society of America.)

como diversificação ecológica e especialização, relações coevolutivas entre parasitas e hospedeiros ou entre plantas e polinizadores, biogeografia, adaptação, especiação e taxas de evolução. Apresentaremos três exemplos para ilustrar a importância da sistemática na biologia evolutiva.

Certas Asteraceae havaianas, como muitos outros grupos dessas ilhas, são exemplos de eventos de radiação evolutiva. Um grupo monofilético de 28 espécies, distribuídos em três gêneros (*Argyroxiphium*, *Dubautia* e *Wilkesia*), é endêmico do arquipélago havaiano e evoluiu a partir de um único indivíduo fundador provindo de uma espécie ancestral da Califórnia (Baldwin e Robichaux 1995). Este grupo contém alguns dos *taxa* mais notáveis da flora havaiana. As espécies de *Argyroxiphium,* por exemplo, apresentam folhas em forma de espada dispostas em uma roseta basal, com pêlos verdes ou prateados. Do centro da roseta emerge uma inflorescência terminal de até 2 m de altura, com até 600 capítulos grandes (Figura 1.6).

Além de plantas com folhas em rosetas basais, outras plantas dessa aliança se tornaram arbustos, subarbustos, árvores e lianas. Essas plantas ocupam grande diversidade de hábitats, desde os 75 até os 3.750 m de altura, e locais com precipitações que vão de menos de 400 a mais de 12.300 mm anuais. Um padrão comum na radiação evolutiva desse grupo aparentemente envolve eventos de dispersão entre ilhas seguidas de modificações ecológicas ao longo de gradientes de umidade.

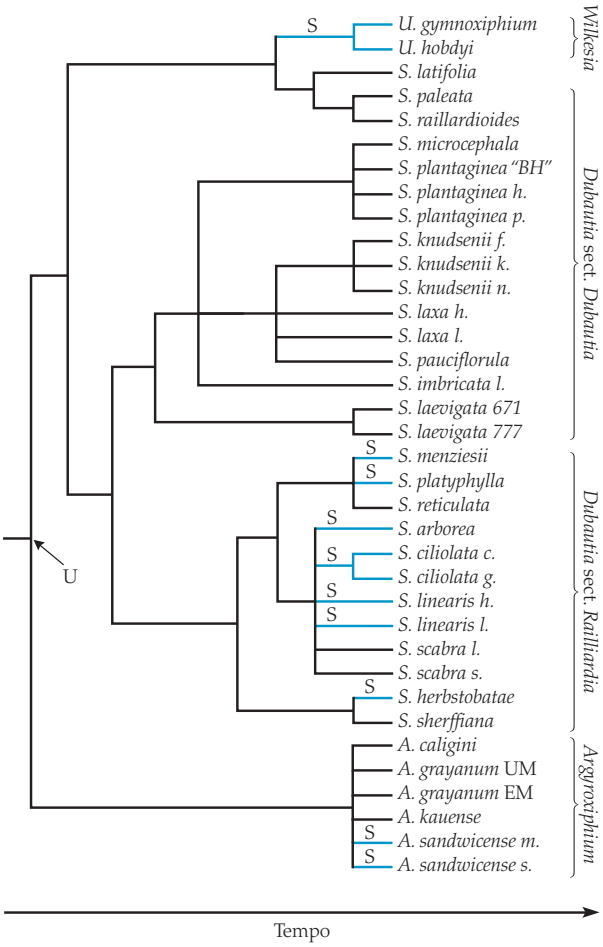


FIGURA 1.7 Árvore filogenética dos gêneros *Argyroxiphium*, *Dubautia* e *Wilkesia*, incluindo todas as 28 espécies nativas do Havaí. A árvore se baseia em seqüências do espaçador interno de DNA ribossomal nuclear. As letras acima dos clados indicam o hábitat (S, seco, U, úmido) de cada linhagem. Linhagens de hábitats secos são mostradas em azul. (Modificada de Baldwin e Robichaux 1995.)

Podemos perceber este padrão de radiação na filogenia do grupo (Figura 1.7). Quando plotamos as preferências de hábitat na árvore filogenética, fica claro que ocorreram muitas mudanças de hábits úmidos para secos na evolução das espécies. A diversificação do grupo parece ter ocorrido há cerca de 5,2 milhões de anos, o que coincide com a idade da ilha mais antiga (Kaua'i). A especiação parece ter ocorrido a uma taxa de 0,56 (± 0,17) espécies por milhão de anos (Baldwin 2003), uma taxa consideravelmente alta se comparada com a de outros grupos de plantas (ver Especiação no Capítulo 6).

O segundo exemplo envolve adaptações evolutivas relacionadas com a polinização. O gênero *Parkia* inclui árvores tropicais, especialmente na floresta amazônica. Este gênero pertence à família Fabaceae, a família do feijão (ver Capítulo

9), e as sementes de algumas espécies são consumidas em algumas regiões tropicais. *Parkia* contém um grande número de espécies cujas flores são polinizadas por morcegos. Nestas espécies, a antese é noturna, quando os morcegos estão ativos, e as flores secretam néctar abundante como recompensa floral para os polinizadores. O pólen é depositado nos morcegos enquanto eles visitam as flores e sugam o néctar; a polinização acontece quando estes animais acabam transferindo entre as flores o pólen que carregam.

Enquanto uma filogenia de *Parkia* não esteve disponível (Luckow e Hopkins 1995), não era possível esclarecer se a polinização por morcegos tinha evoluído uma ou muitas vezes dentro do grupo. Luckow e Hopkins identificaram um grande clado dentro de *Parkia* onde todas as espécies estudadas são polinizadas por morcegos. A polinização por morcegos dentro de *Parkia* não acontece fora desse clado. Assim, a filogenia foi uma boa evidência de uma única origem para a polinização por morcegos neste gênero. Muitas modificações aconteceram no clado polinizado por morcegos, especialmente a produção de flores que produzem grandes quantidades de néctar, mas que não se transformarão em frutos e que ocorrem na mesma planta junto com flores perfeitamente funcionais. A filogenia de Luckow e Hopkins indicou que o clado polinizado por morcegos evoluiu a partir de ancestrais polinizados por abelhas noturnas e já tinham antese noturna. Este tipo de flor certamente facilitou a aparição de polinização por morcegos. Além disso, a filogenia indicou que a aparição da polinização por morcegos foi acompanhada pela evolução de numerosas adaptações específicas. Por exemplo, a superfície do pólen de algumas espécies apresenta uma ornamentação especial (Figura 1.8), denominada verrucosa. Outras leguminosas polinizadas por morcegos, fora do gênero *Parkia*, apresentam uma ornamentação do pólen similar. Caracteres florais associados com a polinização por vertebrados e outros aspectos de biologia floral são discutidos no Capítulo 4.

Nosso terceiro exemplo demonstra o valor da filogenia para a **biogeografia**, o estudo da distribuição geográfica dos organismos. Este exemplo trata de outro grupo importante de árvores, os baobás, alguns dos quais são polinizados por morcegos. Existem oito espécies de baobá, todas do gênero *Adansonia* (Malvaceae) (ver Capítulo 9). Uma espécie é nativa na Austrália, seis são restritas a Madagascar e *Adansonia digitata* ocorre no nordeste, centro e sul da África. Ainda, *Adansonia digitata,* o baobá africano, é um elemento florístico emblemático da região subsaariana. Esta árvore pode viver por mais de 1.000 anos e seu volumoso tronco pode atingir até 16 m de diâmetro. O caule tem a capacidade de estocar grande quantidade de água, o que permite que a árvore sobreviva a grandes períodos de seca. Folhas, brotos e sementes são comestíveis e importantes recursos para alguns povos africanos. As flores do baobá apresentam um diâmetro de até 20 cm, antese noturna e são polinizadas por morcegos frugívoros. As espécies de Madagascar também são polinizadas por morcegos, embora um lêmur noturno contribua substancialmente na polinização de algumas dessas espécies.

As três grandes áreas hoje ocupadas por baobás foram outrora parte de Gondwana. Este supercontinente do Hemisfério Sul foi dividido pela tectônica de placas e pela deriva continental em um processo que começou cerca de 120 milhões de anos atrás. A deriva continental resultou em uma série de separações, como acontece com as linhagens que se separam em uma filogenia. É possível que as oito espécies atuais de baobás tenham evoluído apenas em decorrência da separação de Gondwana. Alternativamente, a distribuição atual dessas espécies poderia ser o resultado de eventos de dispersão de sementes. Se tivéssemos (mas não temos) um bom registro fóssil dos baobás, poderíamos optar entre estas hipóteses.

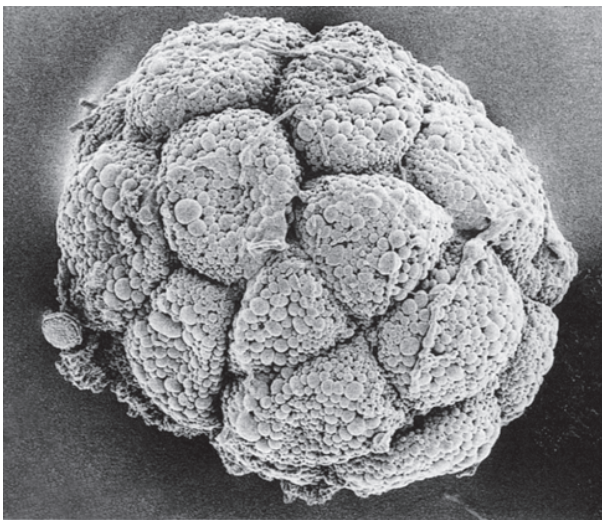
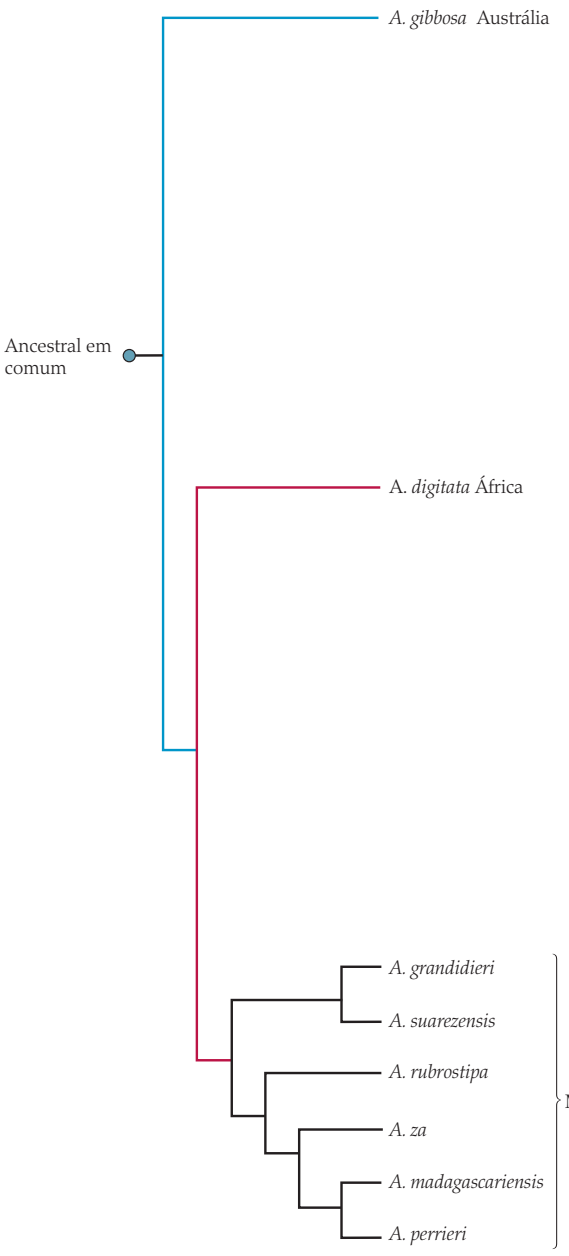
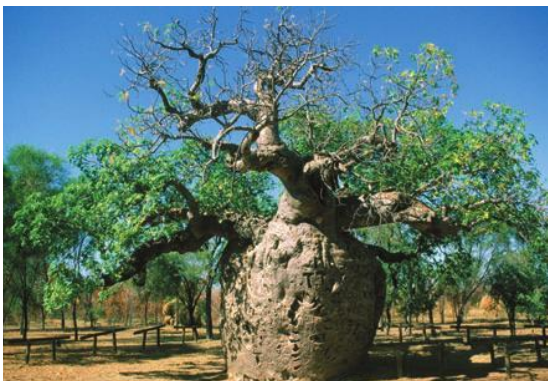


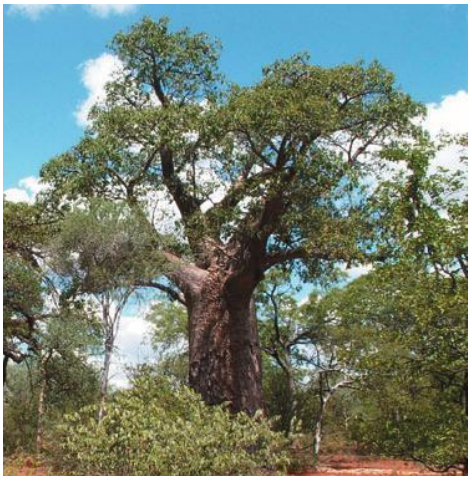
FIGURA 1.8 Um agregado de grãos de pólen de *Parkia sumatrana* var. *streptocarpa*, uma espécie polinizada por morcegos. A superfície dos grãos de pólen é descrita como verrucosa e acredita-se que seja uma especialização para a polinização por morcegos. (Fonte: Luckow e Hopkins 1995.)

Uma filogenia de *Adansonia*, junto com uma estimativa do tempo de separação das linhagens dentro do gênero, seria um bom teste para as duas hipóteses biogeográficas antes enunciadas. Baum e colaboladores (1998) estimaram uma filogenia desse grupo com base em seqüências de DNA nuclear (Figura 1.9). Esta filogenia situa *A. gibbosa* (da Austrália) como o grupo-irmão das outras espécies. Baum e colaboladores (1998) utilizaram taxas de divergência de seqüências de DNA para estimar o tempo de divergência de *A. gibbosa* das demais espécies do gênero. Se as divergências são estimadas como tendo começado antes da separação entre Austrália, África e Madagascar, a divergência poderia ser interpretada como o resultado da separação e posterior isolamento das áreas. Ao contrário, as estimativas obtidas por Baum e colaboladores indicam que esta divergência é muito mais recente, sugerindo dispersão de sementes através do oceano. Tal dispersão a longa distância é plausível porque muitos frutos de baobá são lenhosos e rígidos, podendo ser dispersos pela água.





A. gibbosa



A. digitata

A. grandidieri

FIGURA 1.9 Filogenia das oito espécies de *Adansonia*, com indicação da distribuição geográfica à direita de cada espécie. (Fonte: Baum et al. 1998.)

Objetivos e organização deste livro

Este livro apresenta um enfoque filogenético da sistemática vegetal. O Capítulo 2 estabelece os conceitos e práticas básicas da sistemática filogenética. Para entender este enfoque, é importante entender um pouco da história da sistemática vegetal, o tópico do Capítulo 3.

Inferimos as filogenias a partir de muitas fontes de caracteres biológicos, incluindo caracteres estruturais (anatomia, morfologia ou atributos externos) e moleculares (constituintes bioquímicos, tais como proteínas, flavonóides e DNA). O Capítulo 4 é dedicado às fontes estruturais e moleculares (exceto DNA) de evidências sistemáticas. O Capítulo 5 focaliza as evidências obtidas por meio do DNA.

O Capítulo 6 trata da diversificação vegetal. Como as espécies são formadas e mantidas? Como determinamos que dois indivíduos pertencem à mesma ou a diferentes espécies? De que forma a diversificação é moldada pela hibridização, poliploidia e sistema reprodutivo?

O Capítulo 7 apresenta um resumo da história evolutiva das plantas e explica a origem de muitos caracteres importantes que são utilizados para identificá-las, criando um ponto de partida para os dois capítulos finais.

Este livro se focaliza em famílias de plantas, um bom ponto de partida para entender a diversidade vegetal. Há espécies demais para serem ensinadas em um curso de graduação. Além disso, muitas famílias (como as dos carvalhos, pinheiros, rosas, gramas, mostarda, feijão e orquídeas) são de fato já conhecidas por muitas pessoas e são relativamente fáceis de reconhecer. Aprendendo a reconhecer famílias importantes, aprendemos uma classificação que nos permitirá depois aprender gêneros e espécies.

Os capítulos 8 e 9 abordam a diversidade vegetal e contêm numerosas ilustrações, descrições e **chaves** (ver Apêndice 2). As chaves organizam a informação sobre um grupo (p. ex., as famílias de coníferas) de um modo que facilita a identificação. Como antes enunciado, seguimos um enfoque filogenético. Assim, na medida do possível, temos tentado definir famílias que são monofiléticas. O capítulo 8 abrange as traqueófitas não-angiospermas. Mais especificamente, apresenta 26 famílias de seis grupos principais: licófitas, monilófitas (samambaias, incluindo Psilotales e Equisetales), Cycadales, *Gingko*, coníferas (pinheiros, ciprestes, etc.) e Gnetales.

A diversidade das angiospermas, descrita no Capítulo 9, é enorme; descrevemos mais de 140 famílias. As angiospermas apresentam adaptações que lhes permitem crescer em praticamente qualquer tipo de ambiente da Terra.

As angiospermas contêm a maioria dos grãos e cultivos de importância para o ser humano, bem como uma série de árvores de ampla utilização.

Dois apêndices deste livro tratam de práticas importantes da sistemática vegetal. No Apêndice 1, explicamos a nomenclatura botânica: a aplicação de nomes científicos às plantas. O Apêndice 2 abrange a coleta de espécimes vegetais, fornece um resumo do processo de identificação e provê um pequeno guia de como se manter atualizado sobre os avanços da sistemática vegetal mediante o uso da literatura e da Internet.

O CD contém mais de 3.100 imagens de flores, frutos e outras partes das plantas, bem como sinapomorfias e caracteres que permitem a identificação no campo dos grupos tratados neste livro. Estes caracteres também são úteis na identificação, assim como as imagens que mostram dissecções de flores e frutos. O CD também contém um glossário ilustrado com *links* para uma ou mais imagens que ilustram os caracteres definidos. As imagens complementam as descrições das famílias e ilustrações botânicas no texto.

O CD contém três apêndices, cada um dos quais arranja os grupos tratados no livro conforme os três principais sistemas de classificação: Cronquist (1981), Thorne (1992) e o sistema APG (Angiosperm Phylogeny Group) (1998, 2003). Este último é o sistema seguido neste livro.

É importante ressaltar que o conhecimento sobre sistemática vegetal está aumentando muito rapidamente. Novas hipóteses filogenéticas estão surgindo a passos longos, e devemos esperar grandes mudanças nos próximos anos. Nestas circunstâncias, é impossível que um texto permaneça atualizado e, sem dúvida, será necessário que o material aqui apresentado seja complementado com informações adicionais obtidas, talvez, por meio de bases de dados (ver Apêndice 2 para uma discussão sobre a sistemática vegetal na Internet).

Os estudantes podem achar frustrante que, em uma disciplina tão antiga quanto a sistemática vegetal, nosso conhecimento necessite de freqüente (aliás, constante) revisão. Esperamos que, ao invés disso, estas rápidas mudanças sejam percebidas de modo positivo, como uma expressão da vitalidade dessa disciplina. Como em qualquer ciência, o conhecimento em sistemática vegetal é sempre provisório e deve mudar para refletir as novas descobertas. Afortunadamente, novas metodologias e ferramentas para inferir relações filogenéticas, bem como a disponibilidade de novas formas de evidência, nos dão a oportunidade de obter uma descrição cada vez mais acurada da história evolutiva. Ficaremos muito satisfeitos se outros se unirem a nós na alegria de procurar uma melhor compreensão da sistemática vegetal.

BIBLIOGRAFIA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

Itens indicados com asterisco são especialmente recomendados para aqueles leitores interessados em obter informações adicionais sobre os tópicos discutidos neste capítulo.

Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard*. 85: 531-553.

Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. *Bot. J. Linnean Soc*. 141: 399-436.

Baldwin, B. G. 2003. A phylogenetic perspective on the origin and evolution of Madiinae. In *Tarweeds and silverswords: Evolution of the Madiinae (Asteraceae)*, S. Carlquist, B. G. Baldwin and G. D. Carr (eds.), 193-228. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Baldwin, B.. G. and R. H. Robichaux. 1995. Historical biogeography and ecology of the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae). New molecular phylogenetic perspectives. In *Hawaiian biogeography: Evolution on a hot spot archipelago*, W. L. Wagner and V. A. Funk (eds.), 259-287. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Baum, D. A., R. L. Small and J. F. Wendel. 1998. Biogeography and floral evolution of baobabs (*Adansonia*, Bombacaceae) as inferred from multiple data sets. *Syst. Biol*. 47: 181-207.

Bremer, K. and H. Wanntrop. 1978. Phylogenetic systematics in botany. *Taxon* 27: 317-329.

*Briggs, D. and S. M. Walters. 1997. *Plant variation and evolution*, 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.

*Darwin, C. 1859. *On the origin of species.* Mentor edition, 1958. New American Library, New York.

*Davis, P. H. and V. H. Heywood. 1963. *Principles of angiosperm taxonomy*. Oliver & Boyd, Edinburgh, Scotland.

*de Queiroz, K. and J. Gauthier. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annu. Rev. Ecol. Syst*. 23: 449-480.

Donoghue, M. J. and J. W. Kadereit. 1992. Walter Zimmerman and the growth of phylogenetic theory. *Syst. Biol*. 41: 74-85.

Farr, D. F. 2006. Online keys: More than just paper on the Web. *Taxon* 55: 589-596.

Graham, L. E., M. E. Cook and J. S. Busse. 2000. The origin of plants: Body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci*. USA 97: 4535-4540.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.

Hoch, P. C. and A. G. Stephenson. 1995. *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*. Missouri Botanical Garden, St. Louis.

Iltis, H. H. 1988. Serendipity in the exploration of biodiversity: What good are weedy tomatoes? In *Biodiversity*, E. O. Wilson and F. M. Peter (eds.), 98-105. National Academy Press, Washington, DC.

Jeffrey, C. 1982. *An introduction to plant taxonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.

Lawrence, G. H. M. 1951. *The taxonomy of vascular plants*. Macmillan, New York.

Luckow, M. and H. C. F. Hopkins. 1995. A cladistic analysis of *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Am. J. Bot*. 82: 1300-1320.

Niklas, K. J. 1997. *The evolutionary biology of plants*. University of Chicago Press, Chicago.

Radford, A. E., W. C. Dickison, J. R. Massey and C. R. Bell. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row, New York.

Renzaglia, K. S., R. J. Duff, D. L. Nickrent and D. J. Garbary. 2000. Vegetative and reproductive innovations of early land plants: Implications for a unified phylogeny. *Philos. Trans. R. Soc. London* B 355: 769-793.

Rick, C. M. 1982. The potential of exotic germplasm for tomato improvement. In *Plant improvement and somatic cell genetics*, I. K. Vasil, W. R. Scowocroft, and K. J. Frey (eds.), 1-28. Academic Press, New York.

Simpson, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.

Stace, C. A. 1980. *Plant taxonomy and biosystematics*. University Park Press, Baltimore.

Stuessy, T. F. 1990. *Plant taxonomy: The systematic evaluation of comparative data*. Columbia University Press, New York.

Thorne, R. R 1992. The classification and geography of the flowering plants. *Bot. Rev*. 58: 225-348.

Wagner, W. H., Jr. 1980. Origin and philosophy of the groundplan-divergence method of cladistics. *Syst. Bot*. 5: 173-193.

2

Métodos e Princípios de Sistemática Biológica

A sistemática biológica (ou taxonomia) consiste na teoria e na prática de agrupar indivíduos em espécies, organizar tais espécies em conjuntos maiores e dar nomes a esses grupos, conseqüentemente gerando aquilo que é conhecido como uma **classificação**. As classificações são utilizadas para organizar as informações sobre os vegetais e, assim, construir chaves de classificação para a identificação desses organismos.

Existem diversas maneiras de construir uma classificação. Por exemplo, as plantas podem ser classificadas de acordo com suas propriedades medicinais (como ocorre em determinados sistemas de medicina herbalística) ou de acordo com seus hábitats preferenciais (como em algumas classificações ecológicas). Uma classificação baseada na filogenia, como a utilizada no presente livro, tenta organizar os organismos em grupos baseados em suas relações evolutivas.

Existem duas etapas básicas que devem ser consideradas para tal classificação. A primeira consiste em determinar a **filogenia**, ou história evolutiva, de um grupo de organismos. A segunda etapa deverá basear a classificação do grupo levando em consideração sua história. As duas etapas podem ser desenvolvidas, e geralmente o são, separadamente, de tal forma que uma nova teoria de relacionamentos não deverá necessariamente levar a uma nova classificação. O presente capítulo salientará os procedimentos para determinação da história de um grupo e, a seguir, discutirá brevemente como podemos construir uma classificação a partir dessa história.

Como as filogenias são construídas?

Como descrito no Capítulo 1, a evolução não é apenas uma sucessão de descendentes modificados, mas também envolve a separação de linhagens. Este processo pode ser visualizado em diagramas como os apresentados nas Figuras 1.3 e 1.4, porém eles são de difícil interpretação. A história evolutiva pode ser mais facilmente sumarizada em diagramas ramificados (Figura 2.1A). (Alguns pesquisadores fazem distinções entre uma árvore evolutiva, uma filogenia e um

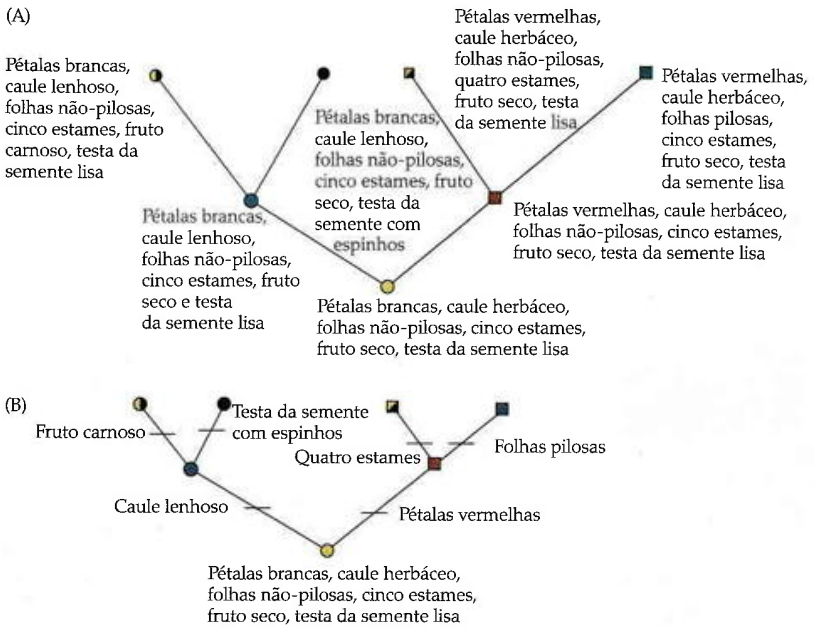


FIGURA 2.1 (A) Um modo simples de redesenhar o padrão de modificações apresentado na Figura 1.4. São fornecidas descrições completas para cada um dos ancestrais e seus descendentes. (B) Uma forma mais simples de redesenhar a Figura 2.1A, ilustrando apenas as modificações que ocorreram em diversas linhagens.

diagrama ramificado ou cladograma, mas no presente texto esses termos são usados como sinônimos). Para evitar a repetição de estados de caracteres ancestrais mantidos em cada grupo, os sistematas geralmente anotam apenas os caracteres que sofreram modificação e posicionam marcas sobre os ramos apropriados para indicar a ordem relativa na qual os estados de caracteres se originaram (Figura 2.1B).

Os estados de caracteres derivados compartilhados na Figura 2.1B podem ser organizados hierarquicamente de mais inclusivos (p. ex., caule lenhoso ou pétalas vermelhas) para menos inclusivos (p. ex., folhas pilosas, testa da semente com espinhos). Esta organização leva à óbvia conclusão de que as próprias plantas podem ser organizadas sob uma classificação hierárquica que reflete sua história evolutiva. As plantas podem ser divididas em dois grupos: um grupo composto por aquelas que compartilham o estado de caráter derivado pétalas vermelhas e o estado de caráter ancestral de caule herbáceo, e o outro composto por plantas que compartilham o estado de caráter derivado caule lenhoso e o estado de caráter ancestral pétalas brancas. Cada um desses grupos pode, por sua vez, ser dividido em dois outros. Dessa forma, a classificação pode ser derivada diretamente a partir da filogenia.

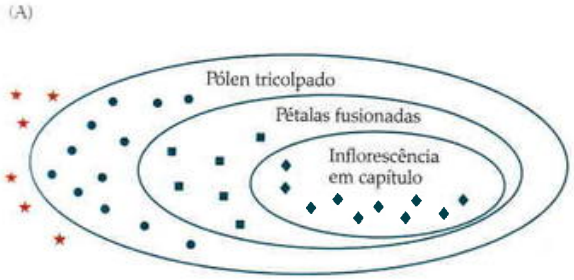
Observe que a hierarquia não é alterada pela ordem na qual as extremidades dos ramos são desenhados. A forma, ou **topologia**, da árvore é determinada apenas pelas conexões entre os ramos. Podemos contar a "história" evolutiva a partir de qualquer ponto da árvore, tanto para cima quanto para baixo. Isso nos mostra que os termos, *acima* ou *abaixo* não possuem um significado real, sendo simplesmente um reflexo de como escolhemos desenhar a árvore evolutiva.

A partir desse ponto de vista, um curso de sistemática vegetal pode tanto ser iniciado pelo estudo de Asteraceae, a qual é considerada uma família "derivada" por alguns livros-texto, e a seguir focar os outros integrantes do clado das Asterídeas, como pode inicialmente focar as famílias "primitivas", como Magnoliaceae e Nymphaeaceae. Estas últimas famílias compartilham apenas um conjunto de caracteres considerados ancestrais, no entanto estes também estão combinados com um grande número de caracteres derivados.

Determinando a história evolutiva

Nos exemplos apresentados nas Figuras 1.3, 1.4 e 2.1, descrevemos a evolução como se estivéssemos acompanhando o seu desenrolar. Naturalmente, isso raras vezes é possível, de tal forma que um dos desafios da sistemática é que ela deve *inferir* acontecimentos passados. O primeiro passo para poder fazer tais inferências consiste na análise de espécies existentes atualmente que apresentam proximidade em relação a caracteres que acreditamos serem herdáveis. Um **caráter herdável** é qualquer aspecto da morfologia da planta que pode ser transmitido geneticamente ao longo de um período de tempo evolutivo e que permaneça passível de reconhecimento. Por exemplo, sabe-se que a coloração das pétalas em plantas com flores, a estrutura da inflorescência e o hábito (padrão geral de crescimento) encontram-se sob controle genético, e que esses caracteres são geralmente herdados de forma estável de uma geração para a seguinte. Diversos exemplos de caracteres herdáveis são descritos nos Capítulos 4 e 5.

A sistemática envolve necessariamente a observação detalhada e precisa dos organismos. Na ausência de descrições minuciosas e cuidadosas dos caracteres, a reconstrução da filogenia e a descrição da história evolutiva se apresentarão destituídas de significado. Este tipo de classificação é impossível na ausência de uma morfologia comparativa exata. A avaliação da similaridade, em particular, é a base da biologia comparativa e da sistemática. No entanto, determinar quais estruturas de uma planta podem ser adequadamente comparadas a estruturas de uma outra planta através das similaridades pode ser bem mais difícil do que imaginamos inicialmente. Podemos considerar duas estruturas como similares se (1) elas encontram-se em posição similar em ambos os organismos, se (2) apresentam similaridade em nível de estrutura celular e histológica e/ou se (3) estão ligadas por



(C)

	Colpos do pólen	Pétalas	Inflorescência em capítulo?
Plantas em estrela	< 3	livres	não
Plantas em círculo	3	livres	não
Plantas em quadrado	3	fusionadas	não
Plantas em losango	3	fusionadas	sim

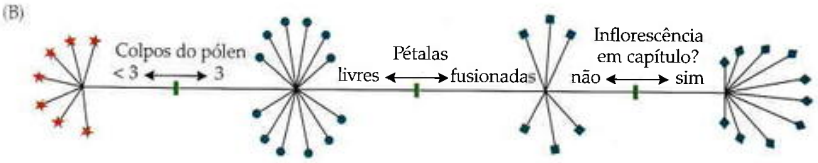


FIGURA 2.2 Cada símbolo representa uma espécie ou grupo de espécies de plantas hipotéticas produtoras de pólen. Um grande subgrupo dessas plantas apresenta pólen tricolpado. Do subgrupo, um grupo menor apresenta pétalas fusionadas e, das plantas com pólen tricolpado e pétalas fusionadas, um subgrupo apresenta as flores organizadas em inflorescências em capítulo. (A) O padrão descrito ilustrado sob a forma de um diagrama de Venn com os estados de caracteres indicados. (B) O padrão redesenhado sob a forma de uma rede não-enraizada; os caracteres estão indicados com linhas de marcação verde forte, delimitando os diferentes estados de caracteres. (C) O padrão redesenhado sob a forma de uma matriz.

meio de formas intermediárias dessas estruturas (seja pela presença de intermediários em diferentes estágios do desenvolvimento de um mesmo organismo, seja por intermediários em organismos diferentes). Estas três afirmações constituem os **critérios de similaridade de Remane**.

Originalmente, Remane (1952) denominou esta lista de "critérios de homologia". Neste livro, no entanto, o termo *homologia* é usado em um sentido mais restrito, significando **identidade por meio de descendência**. Em outras palavras, se dissermos que um caráter é **homólogo** entre um grupo de espécies, estaremos dizendo que todas estas espécies herdaram tal caráter a partir de um ancestral comum. Sob essa definição, a observação de similaridade é apenas o primeiro passo na determinação da homologia, pois nem todas as similaridades observadas serão resultado de homologia* (p. ex., similaridades estruturais podem evoluir independentemente em plantas não relacionadas que vivem em ambientes semelhantes). Este texto segue o ponto de vista sustentado por muitos sistematas filogenéticos que argumentam que a homologia só pode ser determinada por meio da construção de uma árvore evolutiva.

Caracteres, estados de caracteres e redes

Grupos de plantas que compartilham determinados estados de caracteres podem ser identificados mediante a observação de caracteres herdáveis. Suponha, por exemplo, que se observe diversidade no número de fendas (um caráter) na superfície do pólen e que o pólen de um grande número de espécies vegetais possua três fendas (um estado de caráter). Essas fendas são na realidade canais de germinação denominados *colpos*, e o pólen que possui três fendas é denominado *tricolpado*. Dentro do grande grupo de espécies vegetais com pólen tricolpado, existe um grupo menor cujas pétalas (caráter) são fusionadas (estado de caráter) e, no interior desse grupo de pétalas fusionadas, é possível ainda observar um grupo com flores organizadas em uma inflorescência do tipo capítulo. Esses grupos, inseridos uns nos outros, podem ser representados como uma série de estruturas ovais concêntricas em um **diagrama de Venn**, como ilustrado na Figura 2.2A.

A informação no diagrama de Venn pode também ser representada sob a forma de uma **rede** (Figura 2.2B). Aqui os caracteres estão representados sob a forma de linhas verdes verticais, ou "marcas" (uma convenção que é vista ao longo das ilustrações de todo este texto). Ao passo que as formas (espécies) posicionadas à esquerda da linha "pólen" apresentam menos de três colpos, aquelas localizadas à direita da linha possuem pólen tricolpado. De forma semelhante, a linha "pétalas" indica uma mudança entre os estados de caráter livre e fusionado e a linha de inflorescência indica uma mudança entre flores organizadas em inflorescência e flores isoladas. Podemos contar o número de modificações ao longo da rede para determinar seu *comprimento*: da direita para a esquerda, existem modificações para inflorescência, para pétala fusionada e para colpos no pólen, de tal forma que a rede pode ser descrita como apresentando um comprimento de três modificações.

A mesma informação pode ser representada sob a forma de uma **matriz** na qual as linhas correspondem a plantas, e as colunas, a caracteres (Figura 2.2C). Os estados de caracteres são então usados para preencher a matriz. Modificações nos estados de caracteres são, ou hipotetiza-se que sejam, modificações genéticas que potencialmente distinguem grupos de plantas na matriz. Dessa forma, as três modificações na rede da Figura 2.2B representam três modificações na seqüência gênica (e conseqüentemente nas proteínas resultantes), o que altera os estados de caracteres de algumas plantas.

Na Figura 2.2, todas as plantas designadas pela mesma forma estão ilustradas como se tivessem se originado simul-

* Você deve estar ciente de que a palavra *homologia* possui diferentes significados e que, ao ler um texto, é importante conferir sempre o significado específico que o autor em questão confere a esse termo.

taneamente. Este arranjo geralmente indica ambigüidade; por uma questão de simplificação do exemplo, não foi fornecida qualquer informação a respeito da ordem de origem evolutiva das plantas. Além disso, pressupomos que a determinação dos diferentes estados de caracteres era absolutamente clara. No entanto, geralmente essa não é a realidade. Quando descrevemos a variação entre estruturas morfológicas similares mediate a divisão do caráter em estados de caráter, estamos na verdade extrapolando uma hipótese de controle genético subjacente, mesmo considerando que raramente basearemos o pressuposto nestes termos.

Por exemplo, se duas espécies diferem na coloração de suas flores, podemos categorizar o caráter "cor das pétalas" como possuidor de dois estados, vermelho e azul. Através de tal categorização, estamos formando a hipótese de que genes que definem a coloração das pétalas foram modificados, ao longo de um período evolutivo, para a produção de flores vermelhas a partir de um ancestral que possuía flores azuis ou para a produção de flores azuis a partir de um ancestral com flores vermelhas. Neste contexto, sabemos que de fato existem genes (p. ex., envolvidos na via das antocianinas) que controlam a coloração das pétalas, e assim a inferência de dois estados controlados por uma "modificação genética" é uma possibilidade viável. No entanto, em diversos casos, não possuímos qualquer idéia relativa aos mecanismos genéticos que controlam o estado dos caracteres estruturais observados. Ao propormos hipóteses sobre a natureza dos mecanismos relacionados às modificações, freqüentemente o máximo de certeza que podemos ter é que os estados de caráter são realmente distintos. No caso de caracteres quantitativos, como o comprimento das folhas ou o diâmetro do tubo da corola, isto significa determinar os dados quantitativos (p. ex., realizar as medidas) para certificar-se de que as medidas das espécies que estamos estudando não apresentam sobreposição.

Em diversos caracteres, estas medidas não somente apresentam sobreposição como também apresentam alta variabilidade, de tal forma que o pressuposto de existência de modificações genéticas subjacentes – e conseqüentemente a divisão em estados de caráter – não é apoiado por qualquer evidência. Nesses casos, os caracteres em questão devem ser omitidos de qualquer análise filogenética (a menos que a sobreposição seja causada por um número reduzido de indivíduos, caso em que o caráter poderá ser categorizado como polimórfico para esta espécie e mantido na análise). Mesmo considerando que tais caracteres sobrepostos provavelmente reflitam modificações genéticas ao longo de um tempo evolutivo, dado nosso atual conhecimento, a sobreposição torna difícil a obtenção de informações confiáveis referentes a modificações gênicas subjacentes (mesmo considerando-se que métodos que podem ser utilizados em plantas com caracteres variáveis já foram desenvolvidos).

A variabilidade e a sobreposição de caracteres morfológicos representam boas razões para o fato de diversos sistematas terem se direcionado para o uso de dados moleculares na construção de filogenias. Com o surgimento de dados de seqüência nucleotídica de diferentes genes, o reconhecimento dos estados de caracteres moleculares (p. ex., se o nucleotídeo presente em uma determinada posição é A, T, G ou C) é geralmente mais exato. No entanto, isto não é sempre verdade quando as seqüências gênicas são de difícil alinhamento ou se os fragmentos de restrição apresentam um tamanho muito semelhante. O uso de estados de caracteres moleculares em sistemática vegetal é abordado detalhadamente no Capítulo 5.

Árvores evolutivas e enraizamento

A Figura 2.2 ilustra três diferentes formas de representação e organização de observações feitas em vegetais. Mesmo que se considere que a rede (Figura 2.2B) se assemelhe de certa forma a uma linha de tempo, ela não corresponde a tal representação. A rede pode ser lida da esquerda para a direita, da direita para a esquerda ou, dependendo do caso, do centro para as extremidades. Para transformar uma rede em uma árvore evolutiva, faz-se necessário determinar quais modificações são relativamente mais recentes e quais ocorreram mais distantes temporalmente. Em outras palavras, a árvore deve ser **enraizada**. O enraizamento *polariza* as modificações nos caracteres, dando a elas uma direção específica.

Se você imagina que uma rede é um pedaço de uma fita, poderá manter as conexões exatamente iguais, mesmo que determine o enraizamento em diferentes locais. A rede apresentada na Figura 2.2B foi redesenhada na Figura 2.3, mas com enraizamento em três diferentes pontos. Observe que o comprimento de cada árvore (ou cladograma) é igual ao comprimento da rede original – 3 – e que todas as conexões são as mesmas, apesar de a ordem dos eventos de modificação de caracteres poder diferir consideravelmente.

Por exemplo, no enraizamento ilustrado na Figura 2.3A, as plantas ancestrais possuíam pólen com menos de três colpos, pétalas não-fusionadas e flores isoladas, ao passo que podemos concluir, a partir da Figura 2.3B, que as plantas ancestrais apresentavam os estados de caráter exatamente opostos. Na Figura 2.3C, a árvore está enraizada de tal modo que o ancestral possuía pólen tricolpado. Mais tarde, o pólen foi alterado de forma a conter menos de três colpos em uma linhagem, enquanto outra linhagem manteve o estado de caráter do pólen em três colpos e posteriormente adquiriu pétalas fusionadas e flores em inflorescências.

O enraizamento de uma árvore filogenética é crítico para a interpretação de como ocorreu a evolução vegetal, e diferentes enraizamentos sugerem diferentes padrões de modificação (diferentes polarizações de caracteres). Muita discussão já ocorreu entre os sistematas em relação a como deve ser determinada a posição da raiz. Uma sugestão freqüente consiste no uso de fósseis. No entanto, o simples fato de que uma planta extinta tenha sofrido fossilização não significa que sua linhagem tenha se *originado* antes das linhagens referentes às plantas atuais; a única certeza que temos é que ela morreu antes.

Ao determinarmos a história evolutiva, estamos interessados em determinar quando linhagens divergiram umas das outras (ou seja, quando os *taxa* se originaram). É interessante saber quando um táxon desapareceu, mas este fato *per se* não nos auxilia no estabelecimento de suas origens. (Obviamente, os fósseis são extremamente úteis quando incluídos como *taxa* adicionais em uma filogenia. Freqüentemente eles apresentam combinações de estados de caráter que não mais ocorrem em *taxa* atuais e podem afetar a estrutura geral de uma árvore, algumas vezes de forma surpreendente e informativa.)

Em geral, as árvores evolutivas são enraizadas mediante o uso de um organismo aparentado ao grupo que está sendo estudado: um **grupo-externo**. Quando selecionamos um grupo-externo, devemos assumir apenas que todos os integrantes do grupo-interno (integrantes do grupo que está sob estudo) estejam mais intimamente relacionados entre eles do que com o grupo-externo; em outras palavras, o grupo-externo deve ter se separado da linhagem do grupo-interno antes da diversificação deste. Geralmente, vários grupos-externos são utili-

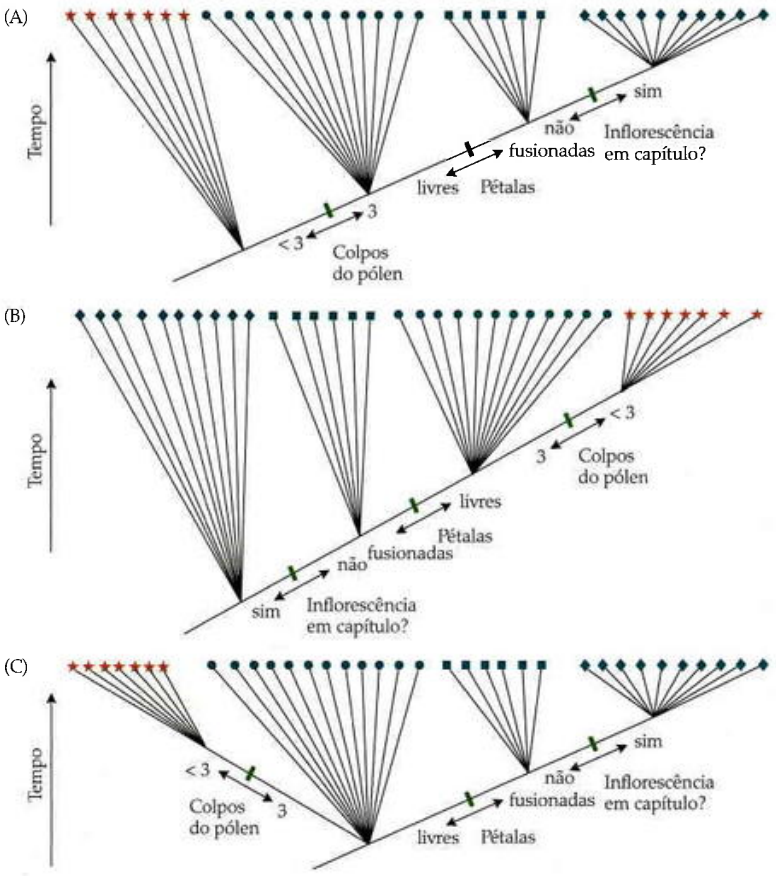


FIGURA 2.3 Três possíveis enraizamentos para a rede da Figura 2.2B. Observe que, em cada caso o número de passos evolutivos (modificações de estados de caracteres) é o mesmo que o apresentado na rede não-enraizada.

zados. Se um grupo-externo é adicionado a uma rede, o ponto no qual ele se posiciona é definido como a raiz da árvore.

No caso das Figuras 2.2 e 2.3, todas as plantas ilustradas são plantas com flores (angiospermas), e seus parentes atuais mais próximos são as coníferas, Cycadales, Gnetales, ginkgos, ou um grupo destes (ver Capítulos 7 e 8). Na Figura 2.4A, uma conífera foi adicionada à matriz da Figura 2.2C. (Poderíamos ter utilizado todas as gimnospermas como grupos-externos, mas, para manter um exemplo simplificado, foi escolhida apenas uma).

Visto que coníferas não possuem pétalas ou flores, dois dos caracteres devem ser categorizados como não passíveis de aplicação, mas sabemos que o pólen de coníferas não possui três colpos. Com esta informação, a conífera pode ser adicionada à rede como grupo-externo, como na Figura 2.4B. Uma vez que a conífera se liga entre as espécies em estrela, a árvore pode ser enraizada e redesenhada como na Figura 2.4C. Essa árvore corresponde à árvore enraizada na Figura 2.3A e fortalece a hipótese de que a Figura 2.3A reflete com precisão a história evolutiva.

Observe que a árvore pode ser desenhada de diversas maneiras e ainda assim refletir a mesma história evolutiva. Através da comparação entre as Figuras 2.5A e B e a Figura 2.4C mostramos que podemos girar os braços da árvore em torno de qualquer dos pontos de ramificação (**nós**) sem que a ordem inferida dos eventos seja afetada.

Em uma árvore enraizada (e somente em uma árvore enraizada), podemos determinar quais grupos são monofiléticos (compostos por um ancestral e *todos* os seus descendentes). Dessa forma, no exemplo da Figura 2.4C, as plantas representadas por losangos são monofiléticas (i.e., formam um clado). De fato, as plantas com flores de pétalas fusionadas e arranjo floral em inflorescências em capítulo são da família Asteraceae, que é conhecida por formar um grupo monofilético. Assim, o fato de ter flores em inflorescências em capítulo é uma sinapomorfia (i.e., é um caráter derivado compartilhado, ou indica a monofilia) das Asteraceae, o caráter de pétalas fusionadas é um caráter derivado compartilhado (sinapomorfia) que une as espécies representadas em quadrado com as espécies representadas em losango e o fato de apresentar pólen tricolpado indica a monofilia do conjunto formado pelas plantas representadas em círculos mais quadrados mais losangos.

Observe quão importante é o enraizamento para a determinação de monofilia. Se a Figura 2.3B fosse a opção de enraizamento correto da filogenia de plantas com flores, então pétalas fusionadas e flores em capítulo seriam os estados de caracteres ancestrais (geralmente denominados **simplesiomorfias**) ao invés de serem sinapomorfias. Neste caso, as espécies indicadas por losangos e quadrados não compartilhariam qualquer caráter *derivado* e não incluiriam *todos* os descendentes de seu ancestral comum; alguns desses descendentes tornaram-se as plantas representadas por círculos e estrelas. Assim, se a Figura 2.3B fosse correta, as espécies em quadrado e losango não representariam um grupo monofilético (como ocorre com o enraizamento na Figura 2.3A). Em

(A)

	Colpos do pólen	Pétalas	Inflorescência em capítulo?
Plantas em estrela	< 3	livres	não
Plantas em círculo	3	livres	não
Plantas em quadrado	3	fusionadas	não
Plantas em losango	3	fusionadas	sim
Conífera	< 3	Não aplicável	Não aplicável

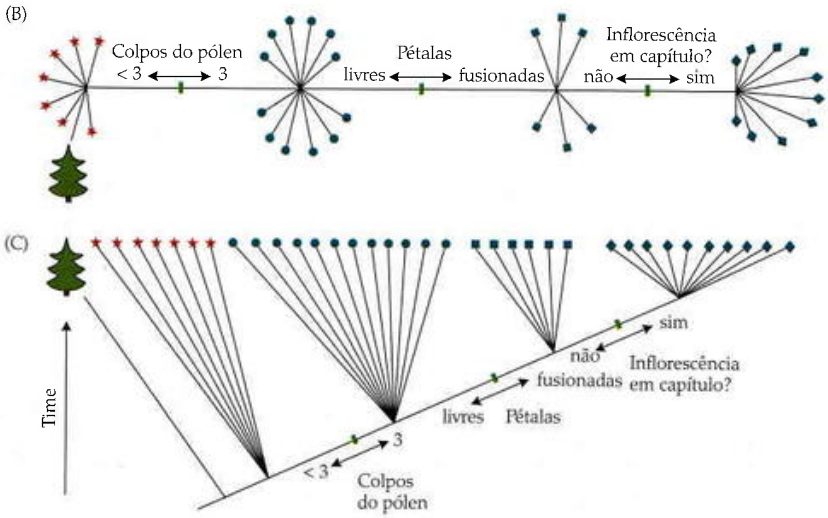


FIGURA 2.4 (A) A matriz da Figura 2.2C, mas com os estados de caracteres adicionados para uma conífera. (B) A rede não enraizada da Figura 2.2B acrescida de uma conífera, de acordo com os estados de caracteres apresentados na Figura 2.4A. (C) A rede da Figura 2.4B enraizada com a conífera. Observe que a história evolutiva é a mesma que a apresentada na Figura 2.3A.

vez disso, elas constituiriam um grupo **parafilético**, o qual inclui um ancestral comum e alguns, mas não todos, descendentes desse ancestral.

Como mencionado anteriormente, um estado de caráter que é derivado (sinapomórfico) em um dado momento pode tornar-se posteriormente ancestral. Na Figura 2.4B, pólen tricolpado é um caráter derivado compartilhado por um grande grupo de plantas com flores. Ele é uma sinapomorfia e indica a monofilia de um grupo às vezes denominado eudicotiledôneas. Em relação ao grupo com pétalas fusionadas, no entanto, pólen tricolpado é um estado de caráter ancestral, ou **plesiomórfico**. Ele corresponde a algo que todas as espécies no grupo herdaram de seu ancestral comum e, assim, não é capaz de dar indicações a respeito das relações entre os integrantes do grupo. Estados de caracteres plesiomórficos não são capazes de indicar relações evolutivas no grupo em estudo, pois evoluíram antes que qualquer dos *taxa* que estão sendo comparados e foram simplesmente mantidos nas diferentes linhagens do grupo.

Algumas vezes, a monofilia de um grupo é indicada pelo fato de que seus estados de caracteres não ocorrem em qualquer outro organismo. Por exemplo, todos os integrantes da família das gramíneas (Poaceae) possuem um embrião que difere do embrião de qualquer outra angiosperma. Podemos então gerar a hipótese de que o embrião das gramíneas é exclusivamente derivado constituindo uma sinapomorfia de Poaceae e indica que a família é monofilética. Isto equivale a dizer que qualquer enraizamento lógico da árvore filogenética levará à mesma conclusão.

Geralmente é possível encontrar evidências de que um grupo é monofilético mesmo sem o apoio de uma enorme análise filogenética baseada em computação. Na verdade, a maioria das análises filogenéticas (algumas vezes referidas como cladísticas) era realizada manualmente até a metade da década de 1980. Os caracteres são inicialmente divididos em estados de caráter, como em qualquer análise filogenética. A seguir, o estado de caráter do grupo-externo (ou grupos-externos) é assumido como sendo o ancestral (Stevens 1980; Watrous e Wheeler 1981; Maddison et al. 1984). Em outras palavras, cada caráter é polarizado, ou direcionado. O estado de caráter derivado compartilhado, ou sinapomórfico, pode, então, ser utilizado como evidência de monofilia, e pode-se construir um cladograma baseado nos estados de caráter sinapomórficos (Quadro 2A). Esse tipo de raciocínio geralmente é útil em uma primeira formulação de hipóteses, por exemplo, para testar se grupos taxonômicos existentes são monofiléticos e, dessa maneira, nomeá-los adequadamente.

Escolhendo árvores

Como foi demonstrado nas discussões anteriores, a determinação da história evolutiva de um grupo de organismos é conceitualmente bem simples. Inicialmente, caracteres são observados e divididos em estados de caráter. A seguir, a partir desses estados, um diagrama de Venn (ver Figura 2.2A), uma matriz de caracteres × *taxa* (ver Figura 2.2C) ou uma rede ramificada (ver Figura 2.2B), podem ser construídos. Posteriormente, mediante a inclusão de um grupo-externo, a rede

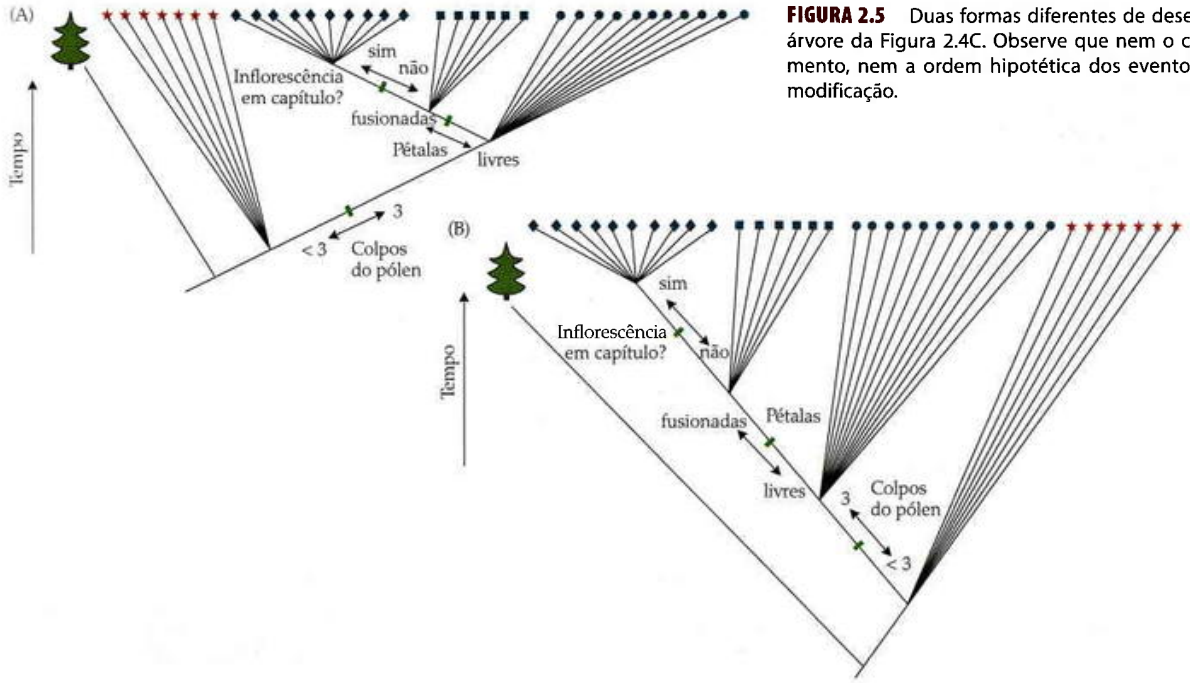


FIGURA 2.5 Duas formas diferentes de desenhar a árvore da Figura 2.4C. Observe que nem o comprimento, nem a ordem hipotética dos eventos sofre modificação.

pode ser enraizada para a produção de uma árvore evolutiva, um cladograma ou uma filogenia.

Dois fenômenos, no entanto, tornam a prática da determinação da história evolutiva uma tarefa muito mais difícil: paralelismo e reversão, que algumas vezes são referidos em conjunto como **homoplasia**. O **paralelismo** é a ocorrência de estados de caráter similares em organismos não relacionados. (Vários autores fazem distinção entre paralelismo e convergência, mas para a presente discussão trataremos ambos como equivalentes.) Uma **reversão** ocorre quando um estado de caráter derivado é revertido para o estado ancestral.

Para fornecer um exemplo claro, vamos dividir o grupo que havíamos denominado "plantas em estrela" em plantas em estrelas vermelhas, plantas em estrelas douradas e plantas em estrelas brancas. Assumiremos que as plantas em estrelas douradas e as brancas possuem um único cotilédone, ao passo que as demais plantas possuem mais de um (incluindo a conífera). Vamos ainda assumir que as plantas em estrelas brancas possuem pétalas fusionadas. Podemos adicionar o caráter número de cotilédones à matriz da Figura 2.4A para criar a matriz da Figura 2.8A, a qual fornecerá a mesma informação que a rede apresentada na Figura 2.8B.

Agora, vemos que, de acordo com essa rede, ocorreram *duas* modificações paralelas na fusão de pétalas. Contando o número de modificações nessa rede (seu comprimento), chegamos a cinco: um para colpos do pólen, um para flores em inflorescências em capítulo, um para número de cotilédones e dois para fusão de pétalas.

Nesse exemplo, um grupo baseado na fusão de pétalas seria considerado **polifilético**. Grupos polifiléticos possuem duas ou mais linhagens ancestrais nas quais estados de caracteres se desenvolveram paralelamente. (Apesar de distinguirmos aqui grupos parafiléticos de grupos polifiléticos, muitos sistematas têm observado que a diferença é tênue e simplesmente denominam tanto grupos parafiléticos quanto polifiléticos como grupos não-monofiléticos.) A fusão de pétalas nesse caso não é homóloga, pois não é capaz de passar no teste definitivo de homologia: congruência com outros caracteres em uma análise filogenética.

Por que não desenhamos a rede de tal forma que a fusão de pétalas tenha-se originado apenas uma vez? Uma rede assim montada está ilustrada na Figura 2.8C. Nesta configuração temos apenas uma modificação no padrão de fusão de pétalas, mas são necessárias duas modificações em número de cotilédones e também duas modificações no número de colpos do pólen, o que gera uma rede de seis passos de comprimento.

Cada uma das redes pode ser convertida em uma filogenia por meio do enraizamento mediado pela conífera, mas as filogenias darão diferentes sugestões sobre o modo de evolução das plantas. Na Figura 2.8B, o número de cotilédones e o número de colpos do pólen apresentaram-se estáveis ao longo do tempo evolutivo, ao passo que a fusão de pétalas surgiu duas vezes, independentemente. Na Figura 2.8C, postulamos que tanto o número de cotilédones quanto o número de colpos do pólen sofreram modificação duas vezes ao longo do período evolutivo, ao passo que a fusão de pétalas evoluiu apenas uma vez. Mediante o desenho de qualquer uma dessas redes, seremos capazes de propor uma hipótese acerca de como ocorreu a evolução – ou seja, que modificações genéticas ocorreram, com que freqüência e em que ordem.

Como ambas as redes mostram, as duas hipóteses são diferentes. Assim, como determinar qual das duas é a hipótese correta? Não existe um caminho que dê uma resposta inequívoca. A evolução dessas plantas não foi presenciada por qualquer um de nós. Podemos, no entanto, propor, e algumas propostas parecem ser mais prováveis e corretas do que outras. Um dos caminhos possíveis a serem seguidos começa com a questão, "Qual é a explicação mais simples para essas observações?" Por meio dessa questão aplicamos uma regra que é amplamente usada na ciência, conhecida como **nava-**

QUADRO 2A O método Hennigiano

FIGURA 2.6 Três espécies imaginárias (I, II e III) e um grupo-externo.

Nos exemplos apresentados até aqui, uma rede é construída e a seguir é polarizada por meio da determinação do local de conexão do grupo-externo. No entanto, alguns sistematas preferem polarizar inicialmente os caracteres mediante o uso de um ou mais grupos-externos e, a seguir, construir a filogenia. Isso nos leva ao conceito original de análise filogenética proposto por Willi Hennig (ver Capítulo 3).

Considere, por exemplo, as plantas hipotéticas apresentadas na Figura 2.6. Neste caso, assume-se que os estados de caráter do grupo-externo sejam ancestrais (plesiomórficos) e que são representados por 0; estados de caráter derivados são representados pelo numeral 1 ou por números maiores (Tabela 2.1). Na seqüência, tais estados de caráter são usados para gerar uma matriz de caráter × táxon (Tabela 2.2).

A seguir, é construída uma árvore filogenética (ou cladograma) na qual os *taxa* serão agrupados (posicionados sobre o

TABELA 2.1 Estados de caráter morfológicos usados na análise cladística das três espécies imaginárias da Figura 2.6

	Estado de caráter[a]	
Caráter morfológico	**Plesiomórfico**	**Apomórfico**
1. Raiz	Menos de 1 mm de espessura (0)	Mais de 5 mm de espessura (1)
2. Caule	Glabro (0)	Pubescente (1)
3. Folhas	Alternas (0)	Opostas (1)
4. Venação	Peninérvea (0)	Palmada (1)
5. Pecíolo	Ausente (0)	Presente (1)
6. Base da lâmina	Aguda (0)	Cordada (1)
7. Partes do perianto	4 (0)	3 (1)
8. Partes do perianto	Livres (0)	Fusionadas (1)
9. Flores[b]	Em grupos de 3 (0)	Solitárias (1)

[a]A codificação do estado de caráter é dada entre parênteses.
[b]Observe que a condição referente à inflorescência (flores solitárias *versus* flores em grupos de 3) só pode ser polarizada se forem utilizados grupos-externos adicionais.

lha de Occam: não desenvolva uma hipótese mais complexa do que a necessária para explicar os dados. A aplicação deste princípio de simplicidade, ou **parcimônia**, nos conduz a preferir a menor rede. O fato de ela ser mais curta não a torna correta, no entanto ela representa a explicação mais simples para os dados.

No exemplo que apresentamos aqui, no qual existem poucos caracteres e pouca homoplasia, é fácil construir a menor rede capaz de ligar os organismos. Na maioria dos casos reais, no entanto, diversas redes são possíveis e não fica imediatamente óbvia a solução que aponta qual delas será a mais curta. Felizmente, algoritmos computacionais foram desenvolvidos para comparar árvores e calcular seus comprimentos. Entre os programas mais amplamente utilizados estão PHYLIP (Felsenstein 1989), NONA (Goloboff 1993) e PAUP*4.0 (Swofford 2000). Esses programas avaliam os dados a respeito de árvores possíveis (por meio de uma busca exaustiva) e geram propostas lógicas sobre a topologia das árvores mais curtas (buscas de *branch-and-bound* ou buscas heurísticas).

Se os *taxa* são numerosos, apenas algoritmos heurísticos podem ser usados. No entanto, esses algorítmos podem falhar na identificação da árvore, ou árvores, mais curta(s) tendo em vista o grande número de árvores possíveis. Por exemplo, as relações possíveis entre três *taxa* podem ser expressas por meio de apenas três árvores enraizadas [A(B,C)], [B(A,C)] e [C(A,B)]. No entanto, com um número maior de

TABELA 2.2 Matriz de caráter × táxon para as três espécies hipotéticas da Figura 2.6, baseada nos caracteres da Tabela 2.1

	Caracteres								
Taxa	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**
Espécie I	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Espécie II	0	0	1	0	1	0	0	0	1
Espécie III	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Grupo(s) externo(s)	0	0	0	0	0	0	0	0	0

mesmo ramo) de acordo com as evidências fornecidas pelo compartilhamento de estados de caráter derivados (sinapomorfias). A presença de um estado de caráter derivado (apomorfia) em dois *taxa* sugere que eles compartilhem um único ancestral comum no qual houve a evolução inicial da apomorfia; assume-se que os dois *taxa* tenham herdado a apomorfia (ou novidade evolutiva) desse ancestral. Assim, seguindo o princípio da parcimônia, o cladograma representa a hipótese mais simples que pode explicar o padrão de estados de caráter derivados.

Uma hipótese sobre as relações evolutivas entre as espécies I, II e III da Figura 2.6 está apresentada na Figura 2.7. Parte-se da hipótese de que as espécies II e III compartilham um ancestral comum característico, pois elas compartilham os estados de caráter derivados 3 e 5 (ver Tabela 2.1). Ambas as espécies possuem folhas opostas e pecioladas, que foram consideradas como originadas em seu ancestral comum. De forma semelhante, a presença compartilhada de flores solitárias apóia o reconhecimento de um grupo monofilético mais inclusivo que contém as espécies I, II e III.

A presença de caules pilosos nas espécies I e III é homoplásica, ou seja, pressupõe-se que caules pilosos tenham evoluído em paralelo nestas duas espécies, de tal forma que esta similaridade não estaria baseada no ancestral comum. Observe, no entanto, que caules pilosos podem ter evoluído em um ancestral comum mais recente dessas três espécies e então ter sido perdido (uma reversão) na espécie II.

O compartilhamento de folhas pinadas com bases agudas (formando um ângulo menor que 90°) e flores com o perianto em quatro partes separadas nas espécies I e II são simplesiomorfias; estas são características ancestrais compartilhadas. Tais características não são informativas sobre as relações. Em contraste, venação palmada, folhas com base cordada (em forma de coração) e flores com perianto em três partes fusionadas são estados de caráter derivados característicos da espécie III. Esses estados de caráter derivados característicos (autapomorfias) também não são informativos no que diz respeito às relações filogenéticas da espécie III.

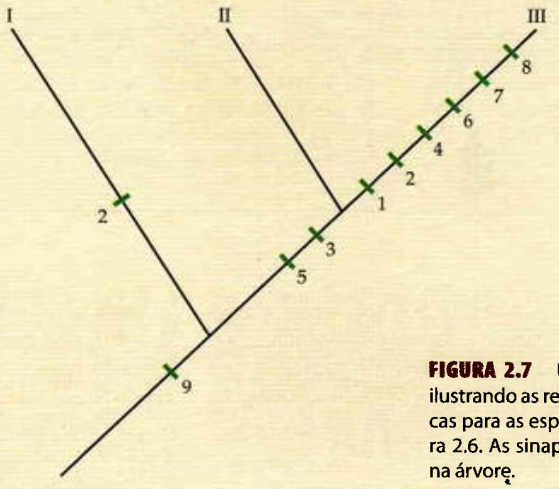


FIGURA 2.7 Uma árvore filogenética ilustrando as relações evolutivas hipotéticas para as espécies imaginárias da Figura 2.6. As sinapomorfias estão indicadas na árvore.

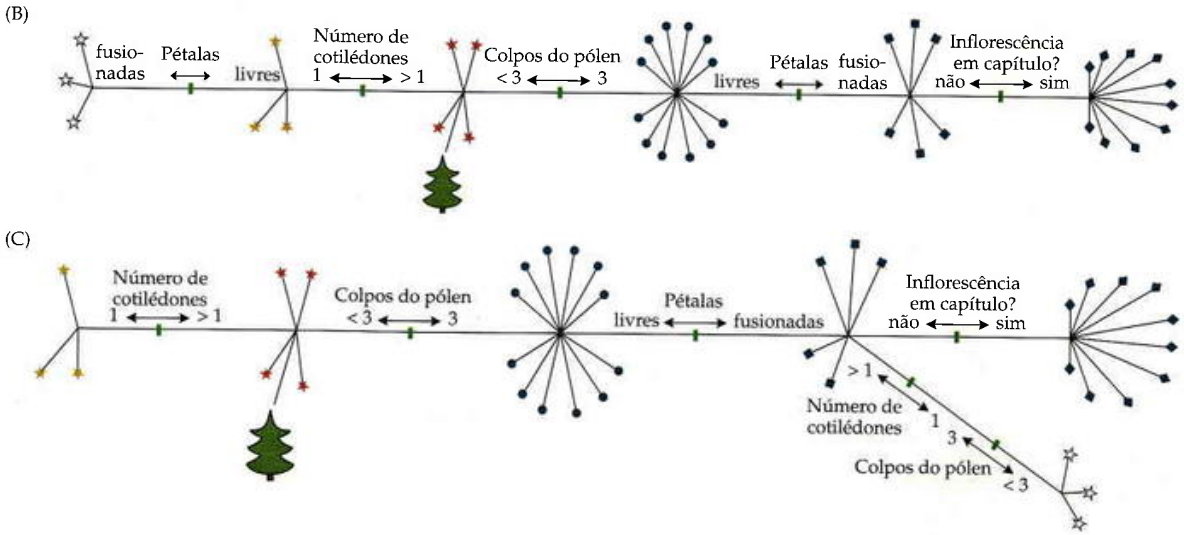
taxa, o número potencial de árvores se expande rapidamente; por exemplo, quatro *taxa* geram 15 árvores, cinco dão origem a 105 árvores, seis podem gerar 945 árvores e dez *taxa* geram 34.459.425 árvores!

O método de parcimônia é amplamente utilizado, fácil de ser aplicado a modificações morfológicas e possivelmente o mais intuitivo dos métodos de reconstrução de árvores. A parcimônia funciona bem quando as taxas evolutivas são lentas o suficiente para que similaridades ao acaso (devido à evolução independente de estados de caráter idênticos em duas ou mais linhagens) não encubram estados de caráter compartilhados a partir de um ancestral comum. Sob taxas de modificação mais elevadas, no entanto, os métodos de parcimônia ficam suscetíveis a um fenômeno conhecido como "atração dos ramos longos" (Quadro 2B). Outros métodos de reconstrução de árvores usam diferentes critérios na escolha da melhor (ótima) árvore. Ao invés de escolher a árvore contendo menos modificações evolutivas, podemos converter a matriz de caráter × táxon para uma medida de similaridade ou dissimilaridade entre as plantas e então construir uma rede que minimiza a dissimilaridade; este é conhecido como o **método da mínima distância**. Alternativamente, podemos desenvolver teorias a respeito das probabilidades de modificação de um estado de caráter em outro e então utilizar essas probabilidades para calcular a verossimilhança que um determinado diagrama ramificado vai levar a um determinado

FIGURA 2.8 (A) Uma matriz de caráter × táxon. (B) Uma rede não enraizada baseada na matriz em 2.8A. Observe que a fusão de pétalas parece modificar-se duas vezes. O comprimento da rede é igual a 5. (C) Uma outra possível rede não enraizada, baseada na matriz em 2.8A. Distintamente da rede apresentada em 2.8B, a fusão de pétalas modifica-se uma única vez, mas o número de cotilédones e de colpos do pólen são modificados duas vezes. O comprimento da rede é igual a 6.

(A)

	Colpos do pólen	Pétalas	Inflorescência em capítulo?	Número de cotilédones
Plantas em estrela vermelha	< 3	livres	não	2
Plantas em estrela dourada	< 3	livres	não	1
Plantas em estrela branca	< 3	fusionadas	não	1
Plantas em círculo	3	livres	não	2
Plantas em quadrado	3	fusionadas	não	2
Plantas em losango	3	fusionadas	sim	2
Conífera	< 3	Não aplicável	Não aplicável	> 2



grupo de dados observados. A árvore que apresentar a mais alta verossimilhança é selecionada. Assim, esta abordagem é denominada **método de máxima verossimilhança** (Felsenstein 1981; Hillis et al. 1993; Huelsenbeck 1995; Swofford et al. 1996) (Quadro 2C). Para breves descrições de vários métodos atuais de reconstrução filogenética, ver Hall 2005.

Avaliando a homoplasia

As análises de parcimônia minimizam a importância de caracteres que se modificam em paralelismo ou em reversão. Se existem muitos desses caracteres homoplásicos, a árvore filogenética pode resultar de um artefato dos caracteres que escolhemos, e uma pequena modificação nesses caracteres levará a uma árvore diferente. A medida de homoplasia mais simples e comum em uma árvore filogenética é o **índice de consistência (CI)**, o qual considera a quantidade mínima de modificação evolutiva possível (o número de modificações genéticas) dividida pelo comprimento real da árvore (o número de modificações genéticas presentes na árvore).

Na rede ilustrada na Figura 2.2B, cada caráter da árvore representa uma única modificação genética e cada um dos caracteres é modificado uma única vez, de tal forma que o índice de consistência é 3/3 = 1,0. Na rede da Figura 2.8B, existem quatro caracteres binários (passíveis de uma modificação), mas um desses caracteres (fusão das pétalas) é modificado duas vezes na árvore, de tal forma que o índice de consistência é 4/5 = 0,80.

Os índices de consistência podem também ser calculados para caracteres individuais. Nesse caso, o CI é igual ao número mínimo de modificações possíveis (uma, para caracteres binários) dividido pelo número de modificações presentes na árvore. Por exemplo, o CI de fusão das pétalas (ver Figura 2.8B) é 1/2 = 0,50. Para uma dada matriz de caráter × táxon, a rede ou árvore mais curta também apresentará o mais alto índice de consistência. Baixos índices de consistência indicam a presença de muitos caracteres que contradizem a árvore evolutiva.

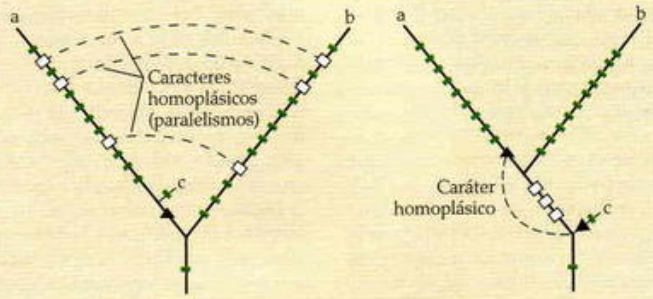
A comparação dos índices de consistência em grupos de dados é uma tarefa perigosa, pois o CI apresenta algumas propriedades indesejáveis. Em primeiro lugar, um caráter que sofre modificação uma única vez em apenas um táxon apresentará um índice de consistência igual a 1,0, apesar de tal caráter não ser informativo em termos das relações existentes. Este tipo de caráter derivado e único é algumas vezes denominado **autapomorfia**. Por exemplo, se uma das plantas de estrela vermelha na Figura 2.8B tivesse folhas pilosas

QUADRO 2B A atração dos ramos longos

A atração dos ramos longos foi originalmente identificada por Felsenstein (1978) como um problema potencial para as análises filogenéticas. Se existem grandes diferenças entre as taxas de evolução de caracteres entre linhagens, de tal forma que algumas linhagens apresentam uma evolução muito mais rápida que outras, e se os caracteres possuem apenas um número limitado de estados de caracteres, então ramos muito grandes podem ser conectados a outros ramos longos em uma árvore, mesmo que eles não tenham uma verdadeira relação de proximidade (Figura 2.9). Este problema é particularmente agudo em dados de seqüências de DNA, nos quais cada caráter apresenta apenas quatro possíveis estados, e para os quais as taxas de mutação são amplamente variáveis.

Esse fenômeno ocorre porque diversas modificações aleatórias, algumas das quais ocorrem em paralelo nas linhagens que estão evoluindo rapidamente, superam as modificações que fornecem informações sobre a ancestralidade comum. O problema não pode ser resolvido pela adição de mais caracteres (pares de bases, no caso de seqüências de DNA); isto apenas adicionaria o número de paralelismos que conectam as linhagens com rápida evolução.

Essa situação pode afetar todos os diferentes métodos de reconstrução de árvores. No entanto, com o modelo evolutivo correto, métodos de máxima verossimilhança (ver Quadro 2C) são menos afetados por esse problema (apesar de sabermos que a determinação do modelo correto pode ser bastante difícil). A atração dos ramos longos é basicamente um problema de amostragem e pode ser atenuado mediante a inclusão de *taxa* que sejam relacionados aos *taxa* mais próximos das extremidades terminais dos ramos longos.



(A) Filogenia verdadeira: 28 passos

(B) Árvore gerada através de análise de parcimônia: 26 passos

FIGURA 2.9 A atração dos ramos longos, uma situação na qual taxas evolutivas extremamente desiguais provocam uma falha na parcimônia. (A) Uma filogenia verdadeira. As linhas pontilhadas mostram estados de caráter que surgiram em paralelo nas linhagens que originaram a e b. (B) A mesma filogenia reconstruída através de parcimônia. O número de paralelismos compartilhados entre a e b é maior do que o número de caracteres que conectam a e c, de tal forma que a e b aparentam ser *taxa* irmãos, com paralelismos (na filogenia verdadeira) tratados como se fossem caracteres derivados compartilhados por a e b.

ao passo que todas as outras plantas na rede tivessem folhas não-pilosas, a característica pilosidade das folhas não seria de qualquer ajuda para indicar as relações existentes entre a planta com folhas pilosas e as demais. Em outras palavras, o caráter seria **não-informativo**. No entanto, visto que caracteres não-informativos sofrem modificação uma única vez, eles apresentam um CI de 1,0. Se adicionássemos vários caracteres não-informativos a uma análise, o CI geral seria inchado de acordo com a presença desses caracteres e daria uma falsa impressão de que diversos caracteres estariam dando suporte à árvore. Caracteres não-informativos, portanto, são geralmente omitidos antes do cálculo do índice de consistência.

O índice de consistência é também sensível ao número de *taxa* na análise (Sanderson e Donoghue 1989): análises com muitos *taxa* tendem a apresentar CIs mais baixos do que análises com menos *taxa*. Esta relação é verdadeira tanto para dados morfológicos quanto para dados moleculares e em análises de espécies, gêneros ou famílias.

O uso do **índice de retenção (RI)** evita os problemas sumarizados nos dois parágrafos anteriores, além de outra limitação do CI (Wiley et al. 1991; Forey et al 1992). O CI deveria variar de valores próximos a 0 (um caráter que sofre modificação muitas vezes na árvore) até 1,0 (um caráter que sofre uma única modificação), mas geralmente a amplitude real é muito menor. Por exemplo, na matriz da Figura 2.8A, apenas dois grupos – as plantas em estrela brancas e as plantas em estrela douradas – possuem um único cotilédone. Se as plantas com um único cotilédone se encontram todas em um único ramo da rede, como na Figura 2.8B, então o CI para número de cotilédones é igual a 1,0. Se elas não são relacionadas, como na Figura 2.8C, então o CI é 0,5 (1/2), que é o menor valor possível na árvore. Assim, em vez de variar entre 0 e 1, o CI varia entre 0,5 e 1,0. O RI corrige esse estreitamento da amplitude do CI comparando o número real de modificações no caráter com o número máximo possível de modificações. O RI é computado por meio do cálculo do comprimento máximo possível da árvore, que é o comprimento que ocorreria se o estado de caráter derivado se originasse independentemente em cada um dos *taxa* no qual ele está presente (i.e., se todos os *taxa* que possuem o estado de caráter derivado não fossem relacionados). O RI então considera o comprimento máximo menos o comprimento efetivo, dividido pelo comprimento máximo menos o comprimento mínimo:

$$(L_{máx} - L_{efetivo}) / (L_{máx} - L_{mín})$$

Portanto, na Figura 2.8B, o RI é (9 - 5)/(9 - 4) = 4/5 = 0,80.

QUADRO 2C Métodos de verossimilhança e Bayesiano

Análises de parcimônia são ainda muito comuns em análises filogenéticas, mas, no caso de análises que usam seqüências de DNA como caracteres, o emprego de métodos de verossimilhança e Bayesiano está se tornando mais rotineiro. Esses métodos se baseiam no pressuposto de que as mutações em uma seqüência de DNA ocorrem de maneira aleatória. Ao longo de um período de tempo evolutivo, se a probabilidade de ocorrer mutação em um determinado nucleotídeo é de 1/100, então esperamos que um nucleotídeo tenha sido mutado em uma seqüência de DNA de 100 nucleotídeos de comprimento. Não temos conhecimento a respeito de qual base em particular sofrerá a mutação, mas sabemos que uma base será alterada. Se o período de tempo considerado for duplicado, teremos uma expectativa de duas mutações em nossa seqüência hipotética. Em geral, o número esperado de modificações será igual à taxa de mutação multiplicada pelo tempo; essa fórmula é freqüentemente simbolizada por μt. No decorrer de períodos cada vez maiores, mais bases serão modificadas até que, em um determinado ponto, uma segunda mutação ocorrerá sobre um sítio anteriormente já modificado. Novamente, não saberemos que sítio em particular sofrerá essa segunda mutação, mas podemos estimar que isso tenha ocorrido por causa do número total de mutações observadas na seqüência. A teoria básica de probabilidade nos permite estimar o número de mutações "extras" no sítio. Os comprimentos dos ramos usados na criação da árvore filogenética incorporarão estas mutações extras que teremos inferido. Em conjunto, todos os nossos pressupostos a respeito da probabilidade de mutações específicas constituem um **modelo de evolução.** Os métodos de verossimilhança e Bayesiano são conhecidos como métodos baseados em modelos, pois incorporam idéias a respeito das probabilidades de modificação.

O embasamento estatístico teórico da abordagem dos métodos de verossimilhança e Bayesiano é bastante distinto. No entanto, em termos práticos, uma principal distinção é a velocidade computacional. As análises de máxima verossimilhança precisam de um tempo maior para serem efetuadas, e as análises de *bootstrap* requerem computadores de alto desempenho. O método Bayesiano estima o suporte para a árvore ao mesmo tempo em que computa a árvore e, conseqüentemente, é mais rápido.

Resumindo árvores evolutivas

As análises de parcimônia freqüentemente encontram múltiplas árvores, todas com o mesmo comprimento, mas com diferentes ligações entre os *taxa*. Também, em alguns casos, diferentes métodos de análise resultam em árvores que apresentam topologias diferentes e, conseqüentemente, contam histórias evolutivas diferentes sobre os mesmos *taxa*. Além disso, estudos que usam tipos diferentes de caracteres (p. ex., seqüências gênicas, morfologia) podem chegar a diferentes árvores. Em vez de escolher uma entre as diferentes árvores, neste caso, os sistematas podem simplesmente identificar quais grupos são encontrados em todas as árvores mais curtas, ou que são formados pelo uso de todos os métodos de análise, ou que estão presentes em diferentes tipos de matrizes de caracteres. As informações em comum entre essas árvores podem ser resumidas em uma árvore de consenso.

Árvores de consenso estrito contêm apenas grupos monofiléticos comuns a todas as árvores. Por exemplo, análises de diferentes conjuntos de dados deram origem a diferentes idéias a respeito das relações existentes entre as primeiras angiospermas. Um estudo envolvendo a seqüência de 4 genes originou a árvore evolutiva ilustrada na Figura 2.10A (a qual foi simplificada para facilitar o presente exemplo) (Rydin et al. 2002). A adição de outras seqüências gênicas, e a análise destas por meio de uma metodologia distinta da anteriormente usada, resultou na árvore da Figura 2.10B (Burleigh e Mathews 2004). Ambas as árvores mostram que as angiospermas são irmãs das gimnospermas e que as gimnospermas são monofiléticas. As árvores também mostram que Gnetales e as coníferas (Pinaceae mais coníferas não-Pinaceae) estão intimamente relacionadas. Conseqüentemente, o consenso estrito dos dois cladrogramas (Figura 2.10C) mostra as gimnospermas como monofiléticas e as Gnetale mais coníferas como um clado.

No entanto, existem diferenças entre as duas hipóteses evolutivas. A árvore baseada em 4 genes sugere que as Gnetales são irmãs de todas as coníferas, ao passo que a árvore baseada em 13 genes indica que as Gnetales são irmãs apenas das Pinaceae, as quais constituem um subgrupo das coníferas. Na árvore de consenso estrito (Figura 2.10C), as Gnetales, Pinaceae e coníferas não-Pinaceae aparecem como originadas ao mesmo tempo. Isso significa que os dados disponíveis não são capazes de informar se elas se originaram simultaneamente ou uma após a outra e, assim, não é possível determinarmos em que ordem elas se originaram.

A ocorrência de múltiplas linhagens se originando a partir do mesmo nó aparente no diagrama é, geralmente, uma expressão de ambigüidade. A árvore baseada em 13 genes sugere que as Cycadales são irmãs de todas as demais gimnospermas, mas, na árvore baseada em 4 genes, tanto as Cycadales quanto ginkgo e o clado que contém todas as demais gimnospermas aparecem como se tivessem se originado simultaneamente. A ambigüidade na árvore de 4 genes nos leva a concluir, que na verdade, não sabemos quais linhagens de gimnospermas surgiram primeiro. Esta incerteza se reflete na árvore de consenso estrito, uma vez que todas estas linhagens estão desenhadas como se originando ao mesmo tempo.

Quando muitas árvores são comparadas, pode ser interessante saber se um determinado clado aparece na maioria delas, mesmo que ele não ocorra em todas. Uma árvore **consenso de maioria** mostra todos os grupos que aparecem em 50% ou mais das árvores. Se um determinado clado está presente na maior parte das árvores mais parcimoniosas, ele será representado na árvore consenso de maioria (junto a uma indicação da porcentagem de árvores mais parcimoniosas que apresentam o clado). A árvore consenso de maioria será inconsistente em relação a algumas das árvores originais e, dessa forma, fornecerá apenas um resumo parcial da análise filogenética.

Uma **árvore de consenso semi-estrito** é freqüentemente muito útil, sobretudo em comparações de filogenias com *taxa* terminais que apresentam apenas pequenas diferenças, ou filogenias que tenham sido construídas a partir de diferentes fontes de caracteres. É comum, por exemplo, construir

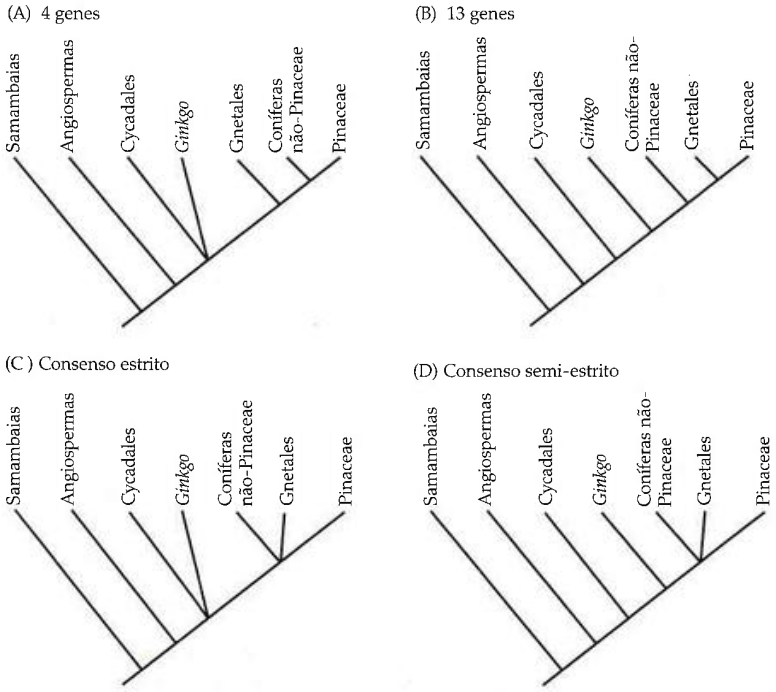


FIGURA 2.10 (A) Filogenia das plantas com sementes baseada em dados de seqüências de DNA provenientes de 4 genes. (B) Filogenia das plantas com sementes baseada em dados de seqüências de DNA provenientes de 13 genes. (C) Consenso estrito das árvores representadas em A e B. (D) Consenso semi-estrito das árvores representadas em A e B. (A baseada em Rydin et al. 2002; D modificada a partir de Burleigh e Mathews 2004.)

árvores a partir de dois conjuntos diferentes de caracteres (p. ex., seqüências gênicas e dados de morfologia) e concluir que ambos os conjuntos de caracteres indicam a monofilia de um grupo determinado de espécies. No entanto, um único conjunto de caracteres pode resolver as relações entre as espécies. A árvore de consenso semi-estrito indica todas as relações apoiadas por uma das árvores, ou por ambas, e não refutadas por qualquer uma delas.

Por exemplo, apesar de a árvore baseada em 4 genes (Figura 2.10A) não fornecer qualquer informação sobre a ordem na qual se originaram as Cycadales, ginkgo e as demais gimnospermas, a árvore baseada em 13 genes (Figura 2.10B) nos dá informações a este respeito. As duas árvores, na verdade, não são conflitantes, apesar de ser verdade o fato de a árvore baseada em 13 genes nos fornecer informações mais exatas. Dessa forma, a árvore de consenso semi-estrito segue o arranjo da árvore baseada em 13 genes no que se refere a esses três grupos (Figura 2.10D).

A probabilidade de modificação evolutiva em caracteres

Ao tentar inferir a história evolutiva de um grupo, dependemos de uma descrição (modelo) implícita ou explícita do processo evolutivo (ver Quadro 2C). Quanto mais acuradamente a descrição refletir o processo evolutivo, maior será nossa capacidade em estimar a história evolutiva. Esse fato é particularmente importante para espécies muito divergentes em filogenias moleculares, para as quais métodos de parcimônia freqüentemente geram resultados conflitantes (ver Quadro 2B). No caso de nucleotídeos em uma seqüência de DNA, assume-se que mutações ocorram aleatoriamente, apesar de esta presunção freqüentemente ser modificada para refletir mecanismos hipotéticos de evolução molecular.

O desenvolvimento de um modelo é muito mais difícil no caso de caracteres morfológicos, pois geralmente não temos informações em relação ao número de genes que estão envolvidos, nem conhecemos que tipos de modificações nesses genes levarão a diferentes estados de caráter. Em todo o caso, certos pressupostos deverão ser considerados se quisermos dar andamento à análise. (E, cabe salientar, *não* existem métodos que sejam totalmente isentos de pressupostos!) Os principais pressupostos deverão estar relacionados com a possibilidade de modificações específicas em estados de caracteres e a possibilidade de reversões e paralelismos.

Ordenando os estados de caracteres Os caracteres na Figura 2.8A apresentam apenas dois estados. Tais caracteres com dois estados (binários) são interpretados como representando uma única mudança genética (p. ex., a partir de um estado com um único sulco, ou monossulcado, para um estado tricolpado). Ao longo de um período de tempo evolutivo, naturalmente, tais caracteres podem continuar a sofrer modificações. Por exemplo, o pólen tricolpado foi modificado em algumas Caryophyllales de tal maneira que apresenta forma esférica, com muitos poros regularmente espaçados em sua superfície (assemelhando-se bastante a uma bola de golfe); este pólen é dito pantoporado.

Se tivermos que incorporar o caráter colpos do pólen em uma matriz que contém alguns *taxa* com pólen pantoporado, esse caráter apresentará três estados: monossulcado, tricolpado e pantoporado. Os colpos do pólen representarão, portanto, um caráter com múltiplos estados (multiestados), contrastando com os caracteres binários discutidos anteriormente. Caracteres multiestados geram uma difícil questão: quantas modificações genéticas estão envolvidas?

É possível que o pólen monossulcado tenha dado origem ao pólen tricolpado, o qual, por sua vez, tenha sofrido modi-

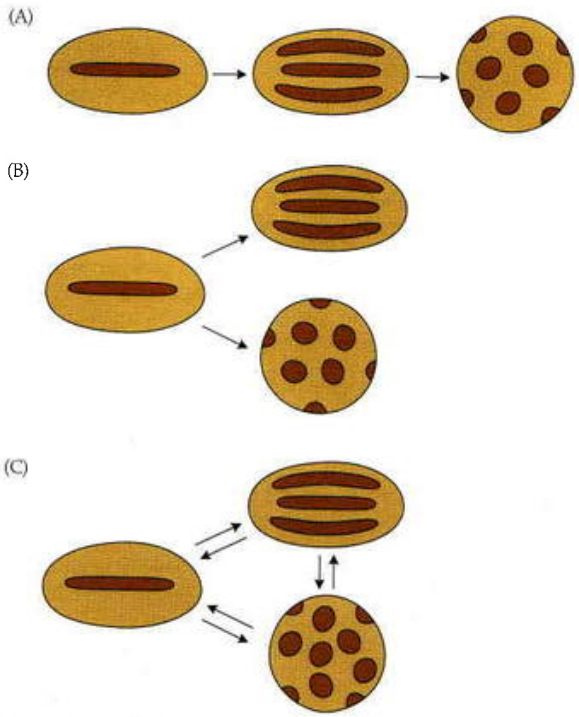


FIGURA 2.11 Três hipóteses alternativas a respeito da evolução da morfologia do pólen. (A) Pólen monossulcado foi modificado em tricolpado, que a seguir foi modificado em pantoporado. Como ilustrado, o caráter é ordenado e irreversível. (B) Pólen monossulcado foi modificado em tricolpado e, independentemente, em pantoporado. Aqui, novamente, o caráter é ordenado e irreversível. Se as flechas forem desenhadas com pontas em ambas as extremidades, poderemos interpretar o caráter como sendo reversível. (C) Qualquer tipo de pólen pode ser modificado em qualquer outro tipo. O caráter é não-ordenado e reversível.

ficações, originando o pólen pantoporado; essa progressão se adequa ao que imaginamos que deve ter acontecido nas angiospermas ao longo do período de tempo evolutivo (Figura 2.11A). (Lembre-se de que o grupo-externo não possui pólen tricolpado.) Esse cenário necessita de duas modificações genéticas. Também necessita que as modificações tenham ocorrido em ordem; ou seja, o pólen pantoporado só poderá originar-se após o surgimento de pólen tricolpado. Se aceitarmos essa série de eventos, teremos **ordenado** os caracteres multiestado.

Mesmo se decidirmos permitir reversões nos estados de caracteres – ou seja, se considerarmos a possibilidade de que um pólen pantoporado possa originar um tricolpado e que o pólen tricolpado possa reverter em monossulcado – o caráter ainda permanecerá ordenado. São necessários dois passos evolutivos (genéticos) para partir do pólen monossulcado e chegar ao pólen pantoporado e dois passos para partir do pólen pantoporado e chegar ao monossulcado. Uma análise filogenética na qual todos os caracteres são tratados como caracteres ordenados é algumas vezes referida na literatura como uma análise de **parcimônia de Wagner**.

Se desconhecemos completamente as plantas envolvidas, podemos considerar a possibilidade de que pólen monossulcado tenha originado pólen tricolpado e que, em um evento independente, pólen monossulcado tenha originado pólen pantoporado (Figura 2.11B). Essa seqüência sugeriria que existe uma modificação genética que permite a modificação de pólen monossulcado para pólen tricolpado, assim como uma modificação que permite a modificação de pólen monossulcado para pólen pantoporado, mas que uma mudança de pólen tricolpado para pantoporado é impossível. Neste caso, o caráter ainda permanece ordenado, mas segue um caminho diferente do que está ilustrado na Figura 2.11A. Se é possível a reversão, dois passos são necessários para, partindo do pólen tricolpado, chegar-se ao pólen pantoporado, e dois passos são necessários do pólen pantoporado para o tricolpado.

Em relação a caracteres morfológicos e estados de caráter, geralmente não temos certeza das modificações possíveis, de tal forma que é comum tratarmos caracteres multiestado como não-ordenados (Figura 2.11C); esse método é freqüentemente denominado **parcimônia de Fitch**. No caso de um caráter não-ordenado, postulamos apenas uma modificação entre quaisquer dois estados. Caracteres de seqüência de DNA são caracteres multiestado com quatro estados (adenina, timina, guanina e citosina). Não é possível tratá-los como ordenados; uma adenina não precisa obrigatoriamente ser substituída por uma citosina antes de ser substituída por uma guanina. Dessa forma, caracteres de DNA são sempre tratados como não-ordenados e plenamente reversíveis.

Reversões, paralelismos e pesagem de caracteres Na rede da Figura 2.8B, foi hipotetizado que a fusão de pétalas teve origem duas vezes, de forma independente. Para produzir a rede da Figura 2.8C, ligeiramente mais longa, foi necessário permitir que o número de cotilédones sofresse modificação de um para mais de um, e novamente fosse alterado para um – ou seja, que sofresse reversão. Mediante a comparação das árvores das Figuras 2.8B e C estaremos, portanto, comparando duas hipóteses: (1) que mutações em genes que levam à fusão de pétalas ocorreram mais de uma vez e (2) que mutações em genes que controlam o número de cotilédones ocorreram e, a seguir, houve reversão de seus efeitos. Ao decidir que a rede da Figura 2.8B é mais curta do que a rede apresentada na Figura 2.8C, contamos todos os passos por igual, independentemente do fato de indicarem paralelismos, reversões ou origens únicas.

Essa abordagem pode ou não ser considerada razoável. A lei de Dollo, por exemplo, sugere que, no caso de caracteres muito complexos, a origem por paralelismo é bastante improvável, ao passo que a reversão pode ser relativamente fácil (Mayr e Ashlock 1991). O pressuposto é que diversos genes devem ser alterados para que uma estrutura morfológica seja criada, mas que uma modificação em apenas um desses genes fará com que a estrutura possa ser perdida.

Podemos introduzir a lei de Dollo no processo de escolha de uma árvore fazendo com que o ganho de estruturas conte mais do que a perda; o processo é denominado **parcimônia de Dollo**. (Obviamente a definição dos termos *ganho* e *perda* necessitarão de uma árvore enraizada; por conseqüência, a parcimônia de Dollo não pode ser aplicada a uma rede não-enraizada.)

Determinados caracteres às vezes são **pesados** nas análises filogenéticas. Este peso reflete o pressuposto de que determinados caracteres deverão ser mais difíceis de alterar do que outros. Pode-se hipotetizar, por exemplo, que a anatomia da folha é uma característica menos provável de sofrer modificação do que a presença de pêlos na folha (pubescência) e que, portanto, uma modificação em um caráter anatômico

da folha poderá ser contabilizada como equivalente a duas modificações na pubescência, com o intuito de contagem de passos em uma árvore.

Tais decisões de peso relativo podem facilmente tornar-se subjetivas ou arbitrárias e corre-se o risco de que elas direcionem os resultados do estudo para a identificação de agrupamentos específicos. (Por exemplo, o investigador pode teorizar, "Meu grupo favorito de espécies possui uma anatomia de folhas interessante; portanto, eu acho que a anatomia da folha é algo filogeneticamente importante; conseqüentemente, eu colocarei peso extra nesse caráter em minha análise filogenética. "Neste caso, não será surpreendente que o grupo de espécies favorito se apresente como monofilético.)

Considerando-se a possibilidade de direcionamento, os sistematas geralmente tentam basear suas decisões de pesagem em critérios objetivos. Uma abordagem usada é a de efetuar um procedimento de análise filogenética preliminar com todos os caracteres apresentando pesos iguais. O resultado dessa análise irá identificar quais caracteres possuem menos homoplasias na(s) árvore(s) mais curta(s); os caracteres menos homoplásicos podem receber maior peso em análises subseqüentes, um processo conhecido como **pesagem sucessiva.**

Outra abordagem consiste em basear os valores em informações relativas às bases genéticas que delineiam os caracteres. Por exemplo, em análises de seqüências de DNA, transversões (modificações purina → pirimidina ou pirimidina → purina) recebem maior peso que transições (modificações purina → purina ou pirimidina → pirimidina), pois é sabido que transições ocorrem mais freqüentemente e são mais facilmente revertidas. A aquisição de um sítio de restrição pode receber um peso superior ao da perda de um sítio de restrição, pois os caminhos para o ganho desse sítio de restrição são em menor número do que as possibilidades para a perda do sítio (ver Capítulo 5). Além disso, caracteres complexos (presumivelmente controlados por muitos genes) podem receber um peso superior ao de caracteres simples (presumivelmente controlados por um menor número de genes), considerando-se que caracteres simples sejam mais passíveis de modificar por seleção ao longo de um período de tempo evolutivo.

A abordagem mais comum, utilizada na maioria das análises preliminares, consiste em pesar igualmente todos os caracteres. Apesar de esta abordagem ser referida muitas vezes como "não-pesada", ela na realidade assume que todos os caracteres são igualmente passíveis de alterar e são igualmente pesados.

Como pano-de-fundo, em qualquer discussão que envolve pesagem, existe o pressuposto de que todos os caracteres dos organismos evoluem independentemente. Tal pressuposto requer que uma modificação em um caráter não aumente a probabilidade de modificação em outro caráter. Assim como o pressuposto anterior, este será freqüentemente transgredido; por exemplo, uma modificação na coloração da flor pode ter como conseqüência uma mudança em seus polinizadores, o que, por sua vez, pode aumentar a probabilidade de modificação na forma da corola. A infração desse pressuposto obviamente afetará a pesagem dos caracteres, de tal forma que a probabilidade de modificação de quaisquer dois caracteres não será sempre a mesma.

Podemos acreditar em uma árvore evolutiva?

Uma árvore evolutiva representa apenas um modelo ou hipótese, nossa melhor suposição sobre a história de um grupo de plantas. Conseqüentemente, algumas propostas serão melhores, ou pelo menos mais convincentes, do que outras. O uso de um critério de otimização é uma das formas pelas quais podemos avaliar a árvore evolutiva; de todas as possíveis descrições da história, preferimos aquela que requer o menor número de passos, ou que possui a máxima verossimilhança, ou a distância mínima. No entanto, as árvores podem ser avaliadas mais precisamente. Para fins da presente discussão, continuaremos a nos deter em filogenias geradas por métodos de parcimônia (i.e., com o menor número possível de passos evolutivos).

Nos métodos de parcimônia, a árvore mais curta disponível é preferida em relação a uma árvore mais longa. No entanto, algumas porções da árvore podem ser mais confiáveis do que outras. Isso ocorrerá se reversões e paralelismos (ou mesmo falhas na interpretação de caracteres) afetarem alguns grupos de plantas mais freqüentemente que outros,

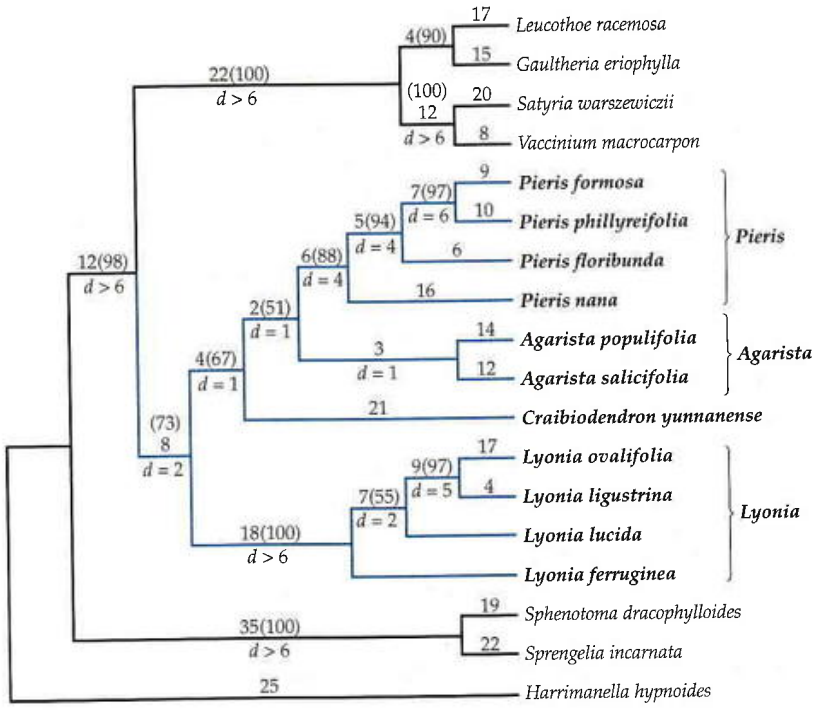


FIGURA 2.12 A única árvore mais parcimoniosa encontrada na análise de *Lyonieae* (*taxa* em negrito, linhas em azul) usando dados de seqüências do gene *matK*. O comprimento dos ramos está indicado sobre as linhas; valores de *bootstrap* estão em parênteses; índices de decaimento (*d*) aparecem sob as linhas. Comprimento = 425, índice de consistência = 0,60. (Fonte: Kron e Judd 1997.)

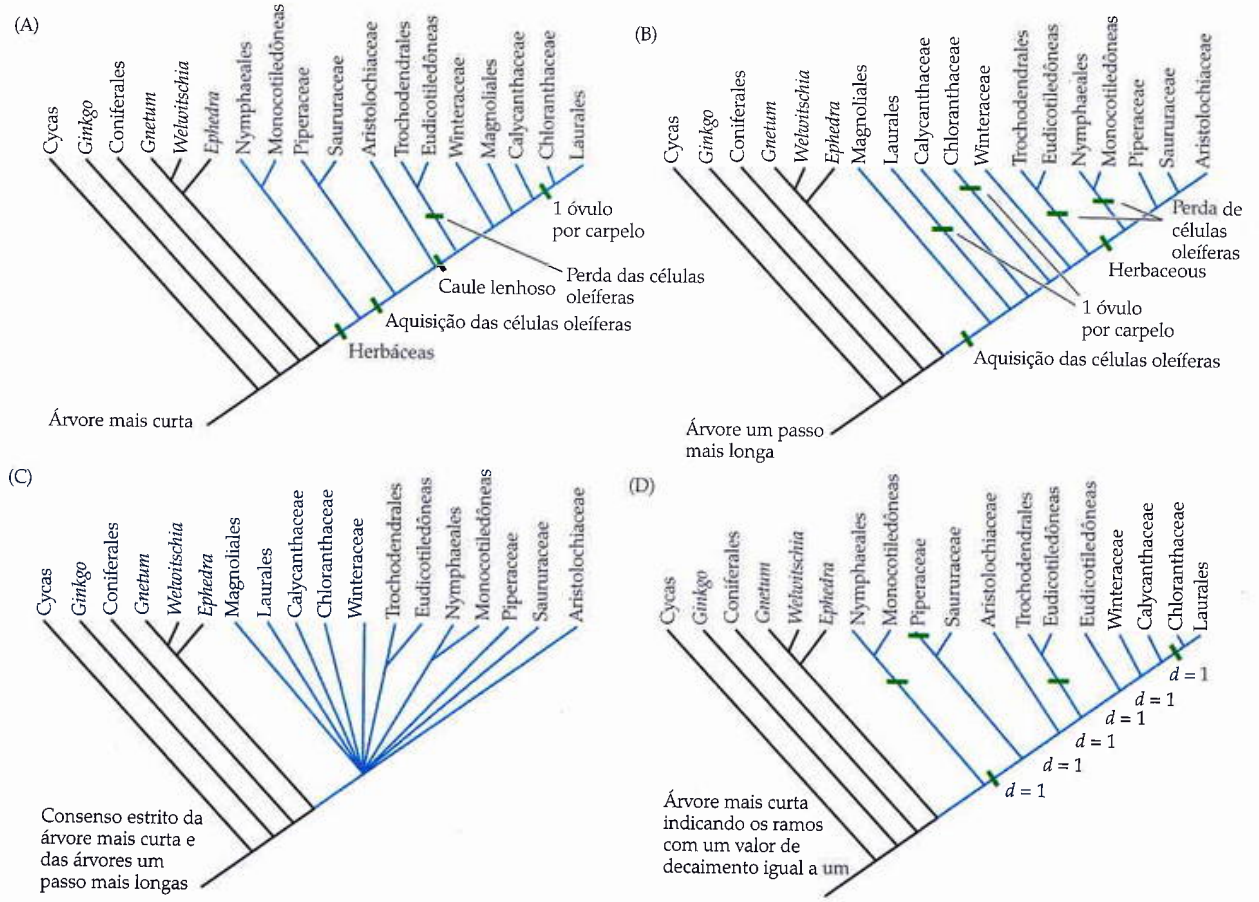


FIGURA 2.13 (A) Filogenia das angiospermas (linhas azuis), indicando os padrões de modificação em relação à presença ou ausência de células oleíferas, número de óvulos por carpelo e hábito da planta (lenhoso ou herbáceo). (B) Uma árvore alternativa, um único passo mais longa do que a árvore apresentada em A, mostrando os padrões de modificação para as mesmas características. Observe que o hábito herbáceo é agora considerado como havendo evoluído uma única vez, mas que a perda de células oleíferas e a redução do número de óvulos ocorreram duas vezes. (C) Consenso estrito da árvore mais curta e de árvores um passo mais longas (Figuras 2.13A e B). (D) A mesma árvore ilustrada em A, ilustrando ramos com valor de decaimento igual a 1. (Dados de Doyle et al. 1994.)

ou se as modificações evolutivas ocorrerem em freqüências demasiadamente baixas na história de um determinado grupo.

Uma forma simples de avaliar o suporte para uma parte específica de uma árvore é pela análise do número de modificações genéticas que ocorrem em um ramo que leva a um determinado grupo, juntamente com os índices de consistência dos caracteres. Por exemplo, uma filogenia de alguns integrantes das Ericaceae baseada em dados de seqüências de DNA (Figura 2.12; Kron e Judd 1997) encontrou 18 modificações no ramo que leva ao clado *Lyonia*. Em uma análise de caracteres morfológicos para os mesmos *taxa*, foram observados quatro caracteres que sofriam modificação exclusivamente ao longo do ramo de *Lyonia*. Em outras palavras, uma série de modificações que ocorreram durante a origem do clado *Lyonia* levou à produção de novas características que não são encontradas em nenhuma outra parte da família. Grupos como o clado *Lyonia* que compartilham diversos caracteres que não ocorrem em outros pontos do cladograma são mais confiáveis do que grupos que compartilham apenas alguns poucos caracteres altamente homoplásicos.

Outra forma de avaliar o quanto os dados apóiam a árvore é determinando se um grupo de interesse ocorre em outras árvores que sejam quase tão curtas quanto a que está sendo observada. Em outras palavras, suponha que tenhamos questionado se existem outras formas de analisar caracteres homoplásicos que levam a árvores que sejam um, dois ou três passos mais longas.

Por exemplo, em um estudo sobre a diversificação das angiospermas (Doyle et al. 1994), a árvore mais curta indicou que as linhagens que divergiram mais precocemente nas angiospermas eram as monocotiledôneas e os lírios-d'água (Nymphaeaceae; ver Capítulo 9). Isso significa que o caráter caule herbáceo foi adquirido uma vez e foi perdido posteriormente, ao passo que a redução para um óvulo por carpelo ocorreu uma única vez, e o caráter células oleíferas foi adquirido e perdido uma única vez (Figura 2.13A). Por outro lado, árvores um passo mais longas, nas quais as linhagens de angiospermas mais antigas correspondem às magnólias, sugerem que caules herbáceos evoluíram uma vez, mas que a redução no número de óvulos ocorreu duas vezes e que ocorreram três modificações no caráter células oleíferas (aquisição uma única vez e perda duas vezes ou vice-versa) (Figura 2.13B).

Assim, observando árvores um passo mais longas, podemos hipotetizar que alguns caracteres são menos homoplásicos, ao passo que outros são mais homoplásicos. Se agora analisarmos o consenso estrito de todas as árvores, incluindo as mais curtas e aquelas um passo mais longas, todas as linhagens precoces de angiospermas estão ilustradas como se tivessem radiado a partir de um ponto único, indicando incerteza na ordem em que elas realmente evoluíram (Figura 2.13C).

Você pode observar que vários dos ramos presentes nas árvores mais curtas não estão presentes nas árvores que possuem um passo a mais de comprimento. Dessa forma, nenhum destes ramos está ilustrado no consenso estrito; em outros termos, eles "colapsam", ou "decaem". Podemos indicar esse fato por meio do posicionamento do numeral 1 próximo a cada um dos ramos colapsados na árvore mais curta (Figura 2.13D). Este número é o **índice de decaimento**, também conhecido como índice de Bremer, e representa o número de passos extras necessários para encontrar árvores que não contenham um grupo determinado. Ele fornece uma medida relativa de quanto a homoplasia nos dados afeta o suporte a um grupo em particular.

O índice de decaimento não é estatístico, o que, dependendo do ponto de vista, pode ser considerado uma vantagem ou uma desvantagem. Visto que a história acontece uma única vez e não pode ser repetida, é impossível replicar um experimento evolutivo. No entanto, decididamente, é possível testar se os dados de caracteres são diferentes do esperado para um processo aleatório, mesmo considerando-se que existem muitas formas diferentes de aleatorizar dados de sistemática. Diferentes testes que utilizam técnicas de aleatorização já foram desenvolvidos. Provavelmente, o método mais amplamente utilizado é a análise de *bootstrap*.

A **análise de *bootstrap*** aleatoriza os caracteres no que se refere aos *taxa*. Como exemplo, observe a matriz da Figura 2.8A e aleatoriza as colunas ao mesmo tempo em que mantém fixas as linhas. Pegue aleatoriamente uma coluna da matriz original para que esta seja a primeira coluna de uma nova matriz. A seguir, escolha outra coluna para que seja a segunda coluna e assim sucessivamente até que uma nova matriz, contendo o mesmo número de colunas que a matriz original, tenha sido criada. Visto que retornamos à matriz original a cada um dos passos para escolher uma nova coluna, alguns caracteres podem estar representados várias vezes na nova matriz, ao mesmo tempo em que alguns poderão ser omitidos. Esse método é geralmente descrito como amostragem aleatória com reposição.

A Figura 2.14 mostra a matriz da Figura 2.8A amostrada aleatoriamente com reposição; observe que o primeiro caráter da matriz original (colpos do pólen) foi selecionado duas vezes, ao passo que o terceiro caráter (inflorescência em capítulo) foi perdido durante o processo de seleção aleatória. Muitas matrizes aleatorizadas são construídas, e árvores mais parcimoniosas são encontradas para cada nova matriz. Esse processo é usado para criar um conjunto de pelo menos 100 árvores, que podem ser resumidas em uma árvore de consenso (ver páginas 24-25). Na árvore de consenso de *bootstrap*, um clado com valor de *bootstrap* de, digamos, 95% estava presente em 95% das árvores geradas na análise de *bootstrap*.

A filogenia da Figura 2.12 apresenta tanto os índices de decaimento quanto de *bootstrap*, aliados ao comprimento dos ramos. Podemos observar que os valores de decaimento e de *bootstrap* são altos para o gênero *Lyonia*, indicando que os dados dão suporte para a monofilia do gênero, ao passo que a

	Colpos do pólen	Pétalas	Colpos do pólen	Número de cotilédones
Plantas em estrela vermelha	< 3	livres	< 3	2
Plantas em estrela amarela	< 3	livres	< 3	1
Plantas em estrela branca	< 3	fusionadas	< 3	1
Plantas em círculo	3	livres	3	2
Plantas em quadrado	3	fusionadas	3	2
Plantas em losango	3	fusionadas	3	2
Conífera	< 3	não-aplicável	< 3	> 2

FIGURA 2.14 Matriz da Figura 2.8A, amostrada com reposição, como ocorreria para o primeiro passo de uma análise de *bootstrap*. Observe que no processo de amostragem o caráter colpos do pólen foi amostrado duas vezes, ao passo que o caráter inflorescência foi omitido.

ligação entre *Agarista* e *Pieris* é apoiada por apenas 51% das árvores de *bootstrap*, e, em árvores com apenas um passo a mais de comprimento, os dois gêneros não são irmãos, o que é indicado pelo valor de decaimento igual a 1.

Outra excelente forma de conferir confiança aos agrupamentos presentes em uma árvore é comparar filogenias que tenham se baseado em diferentes conjuntos de caracteres. Por exemplo, filogenias baseadas em morfologia, em seqüências de DNA de cloroplasto (cpDNA) e em seqüências de DNA nuclear podem (e freqüentemente são) comparadas. Se essas filogenias apresentam agrupamentos similares, podemos ter uma maior confiança de que elas reflitam a ordem real dos eventos. Por exemplo, a monofilia de famílias como Poaceae, Onagraceae, Ericaceae, Asteraceae e Orchidaceae tem sido apoiada por análises filogenéticas realizadas com diferentes tipos de dados incluindo morfológicos, seqüências de genes de DNA de cloroplasto e seqüências de genes nucleares.

A comparação entre árvores freqüentemente mostra-se intrigante quando os dados provêm de diferentes genes, como será discutido em maior detalhe no Capítulo 5. Também é comum que caracteres de DNA e morfológicos sejam combinados em uma única análise filogenética, o que geralmente dá origem a filogenias mais fortemente apoiadas em relação àquelas geradas a partir de um único tipo de dados. Filogenias baseadas em caracteres morfológicos assumem que não ocorreu hibridização, ou pelo menos que este evento foi raro (Quadro 2D); esta questão pode ser testada pelo uso de múltiplas árvores moleculares.

Descrevendo a evolução: o mapeamento de caracteres em árvores

Filogenias podem ser usadas para descrever o processo evolutivo e para desenvolver hipóteses a respeito de adaptação, modificações morfológicas e fisiológicas ou sobre aspectos biogeográficos, entre diversos outros usos. Se uma filogenia será utilizada com o objetivo de descrever a história evolutiva, no entanto, atenção especial deverá ser dada a caracteres e estados de caracteres usados para esta descrição. Na discus-

QUADRO 2D A análise filogenética assume que a evolução pode ser ilustrada na forma de uma árvore ramificada

Os estudos filogenéticos assumem que após duas linhagens divergirem elas nunca mais trocarão informação genética. Este pressuposto pode, no entanto, ser freqüentemente transgredido. Se a hibridização é comum, uma planta pode compartilhar caracteres derivados de duas plantas parentais não relacionadas, e a história se assemelhará muito mais a um trabalho de macramê do que a uma árvore. A análise filogenética sempre produzirá um diagrama semelhante a uma árvore, seja ele apropriado ou não. Métodos filogenéticos pressupõem evolução divergente e não podem fornecer uma filogenia correta para híbridos, os quais apresentam histórias evolutivas reticuladas.

Sabe-se que hibridização interespecífica é comum em plantas, e o tratamento adequado dos híbridos em análises cladísticas já foi objeto de muitas discussões (Bremer e Wanntorp 1979; Wagner 1980, 1983; Bremer 1983; Funk 1985; Kellogg 1989; Kellogg et al. 1996). A maioria dos sistematas tem sugerido que os híbridos sejam identificados e removidos das análises, pois sua inclusão pode levar a um aumento da homoplasia, a um aumento no número de árvores mais parcimoniosas e à distorção dos padrões de relacionamento entre *taxa* não-híbridos.

No entanto, estudos de McDade (1990, 1992, 1997) indicaram ser pouco provável que híbridos causem problemas em análises filogenéticas, a menos que ocorram entre espécies parentais distantes. Quando híbridos são reconhecidos e sua ancestralidade determinada (ver Capítulo 6), eles podem ser inseridos manualmente no cladograma, que então não indicará apenas eventos cladogênicos (contadas por meio da especiação), mas também histórias reticuladas (desenvolvidas por meio da hibridização interespecífica).

são a seguir, nos deteremos em caracteres morfológicos, mas muitos dos pontos abordados podem ser aplicados a qualquer outro tipo de caráter.

Considere um grupo de plantas para o qual a árvore filogenética seja conhecida; um bom exemplo é o grupo das Ericaceae, para o qual um conjunto substancial de informações está disponível (Figura 2.15). Vamos assumir, para fins da presente discussão, que a árvore em questão reflete com acurácia a história e que cada um dos gêneros terminais realmente é monofilético, como demonstrado por meio de estudos com diversas espécies de cada um dos gêneros. A seguir, consideraremos um estudo interessado na análise de ganho ou perda do caráter pétalas fusionadas, o qual está intimamente relacionado com a evolução de sistemas de polinização. Esse é o tipo de estudo geralmente desenvolvido por sistematas, pois os detalhes da evolução do caráter podem levar a hipóteses sobre a ação da seleção natural. Além disso, quando estamos construindo classificações, freqüentemente temos interesse em determinar que caracteres morfológicos podem ser atribuídos a um grupo monofilético determinado distinguindo-o dos demais grupos.

A Figura 2.15 ilustra os estados de caráter observados nos gêneros. Observando a distribuição de caracteres e estados de caráter, parece extremamente óbvio que pétalas livres devem ter evoluído na linhagem que deu origem a *Ledum* e uma segunda vez na linhagem que originou *Vaccinium* seção. *Oxycoccum*. Em outras palavras, o ancestral de *Vaccinium* seção. *Oxycoccum* e todas as outras espécies de *Vaccinium* possuem pétalas fusionadas, da mesma forma que o ancestral de *Ledum* e de *Rhododendron* sect. 3.

Examinaremos esta conclusão "óbvia" um pouco mais atentamente. Se estivéssemos estudando apenas espécies de *Vaccinium*, não teríamos condições de saber se pétalas fusionadas são ancestrais ou derivadas (Figura 2.16A). Deve ter ocorrido uma modificação genética, mas ela poderia ter acontecido tanto na linhagem que originou as espécies de *Vaccinium* seção *Oxycoccum*, quanto na linhagem que originou as demais espécies *Vaccinium*.

Apenas pela referência do grupo-externo *Epacris* é que podemos determinar quando pétalas fusionadas foram perdidas. Visto que *Epacris* possui pétalas fusionadas, pétalas livres devem ter-se originado dentro de *Vaccinium*; é mais simples (mais parcimonioso) assumir apenas uma modificação genética, de fusionada para livre (Figura 2.16B). Isso equivale a dizer que o ancestral de *Vaccinium* possuía pétalas fusionadas. Se postulássemos que o ancestral possuía pétalas livres, seriam necessárias duas modificações para pétalas fusionadas: uma em *Epacris* e uma nas espécies de *Vaccinium* que não pertençam a seção *Oxycoccum*. O mesmo argumento pode ser aplicado no caso de *Rhododendron* e *Ledum*.

Agora, suponha que estamos estudando apenas espécies de *Vaccinium*, mas que, ao invés de utilizarmos *Epacris* ou ou-

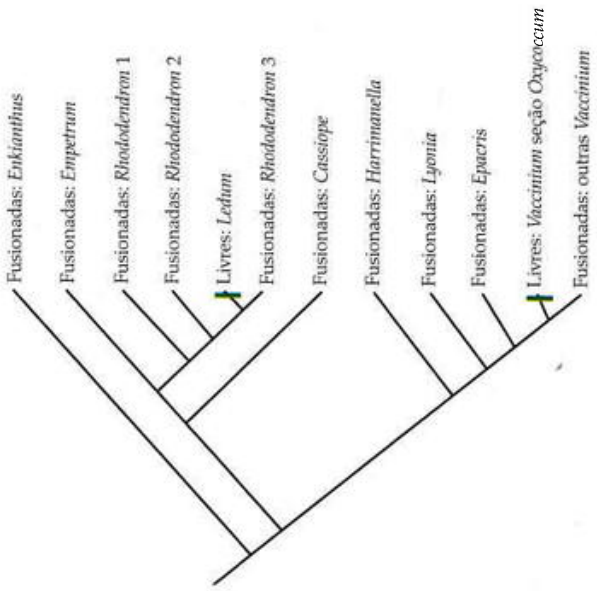


FIGURA 2.15 Filogenia de uma parte das Ericaceae. O gênero *Rhododendron* é parafilético e está representado por três linhagens separadas, numeradas de 1 a 3. Duas modificações para pétalas livres são hipotetizadas. (Dados de Stevens 1998.)

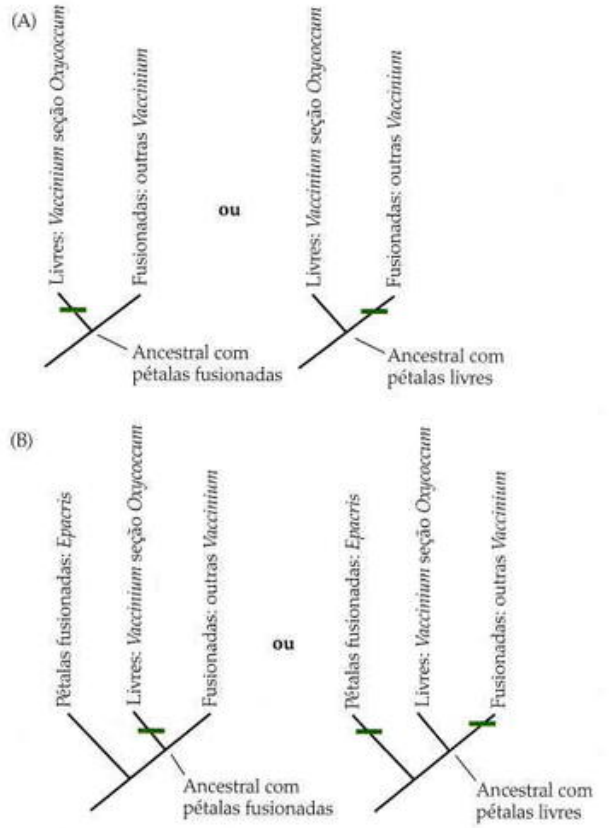


FIGURA 2.16 (A) Dois *taxa* de *Vaccinium* diferem em relação a estados de caracteres. É impossível determinar, a partir desta única informação, qual é o estado de caráter ancestral, pois qualquer das possibilidades envolve uma modificação em uma linhagem descendente. (B) A adição de um grupo-externo determina o estado de caráter do ancestral. Neste caso, é mais simples (requer menos passos) assumir que o ancestral possuía pétalas fusionadas.

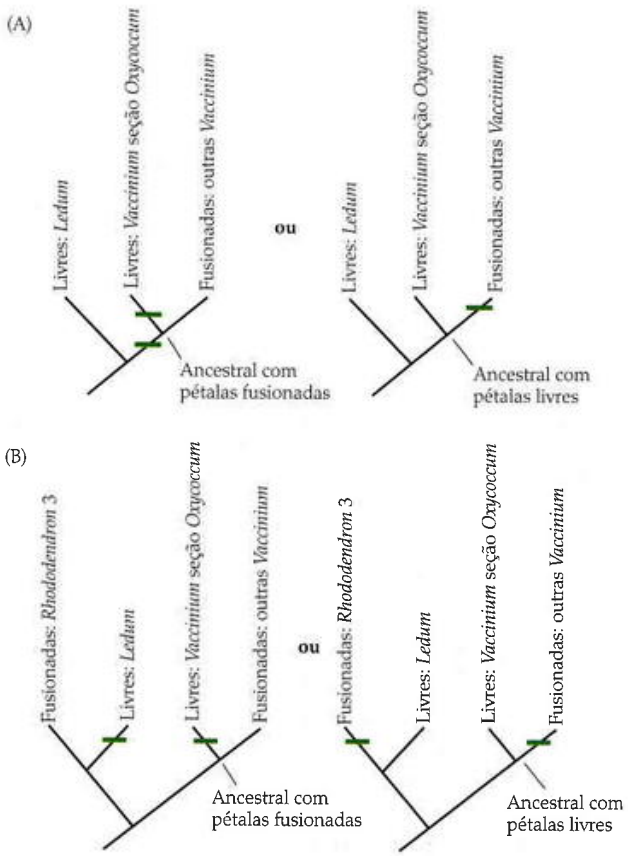


FIGURA 2.17 (A) Análise de modificação de estado de caráter em *Vaccinium* usando um grupo-externo diferente. Observe que a inferência do estado de caráter ancestral é absolutamente oposta àquela quando *Epacris* foi usada como grupo-externo. (B) Análise de modificação de estado de caráter em *Vaccinium* usando dois grupos-externos que diferem em relação ao estado. Neste caso é impossível determinar o estado de caráter do ancestral.

tra Ericaceae como grupo-externo, tenhamos usado apenas *Ledum*. Essa situação é fácil de ser imaginada no caso de ser difícil a obtenção de material de outros gêneros, ou no caso de tais gêneros estarem extintos ou mesmo se desconhecermos sua existência. Assim, concluiríamos que o ancestral de todas as espécies de *Vaccinium* possuía pétalas livres e que, em resposta a uma pressão seletiva desconhecida, houve modificação para pétalas fusionadas (Figura 2.17A). *Essa conclusão é absolutamente oposta à conclusão a qual havíamos chegado no exemplo anterior,* no entanto a única diferença entre ambos foram os gêneros incluídos na análise.

Podemos tentar resolver a situação mediante o uso de grupos-externos adicionais. Por exemplo, consideraremos o mesmo estudo com *Vaccinium*, mas desta vez utilizaremos tanto *Ledum* quanto *Rhododendron* como grupos-externos. Neste caso, a direção da modificação é totalmente ambígua (Figura 2.17B). É tão simples postular que o ancestral do grupo possuía pétalas fusionadas e que ocorreram duas modificações para pétalas livres quanto postular que o ancestral possuía pétalas livres e que ocorreram duas modificações para pétalas fusionadas.

Estas duas possibilidades são denominadas **reconstruções igualmente parcimoniosas**. Para muitos caracteres em muitas árvores, podem ocorrer múltiplas reconstruções igualmente parcimoniosas. Em outras palavras, existem várias hipóteses igualmente boas para descrever a direção e o tempo de modificação do estado de caráter. Se retornarmos ao exemplo da Figura 2.13, seremos capazes de encontrar reconstruções igualmente parcimoniosas diferentes das que estão ilustradas.

Uma ambigüidade também pode ser resultante da inclusão de *taxa* para os quais o estado de caráter é desconhecido. Suponha, por exemplo, que dois novos *taxa* sejam descobertos de tal forma que, tendo como base outros caracteres, um deles seja claramente irmão de *Vaccinium* seção *Oxycoccum* e o outro seja irmão das demais *Vaccinium* (Figura 2.18). Além disso, suponha que não existam dados exatos em relação a eles possuírem pétalas livres ou fusionadas. (Esse tipo de ambigüidade é mais comum do que você pode imaginar; ele pode ocorrer quando a descrição original é vaga e/ou as ilustrações não são claras, ou quando a planta original só é conhecida através de seus frutos.) Neste exemplo, desconhecemos como era o estado ancestral para *Vaccinium*, de tal forma que podemos formular qualquer hipótese a respeito da direção da modificação evolutiva. Também não poderemos ter certeza de que o caráter "pétalas fusionadas" seja sinapomórfico para o gênero.

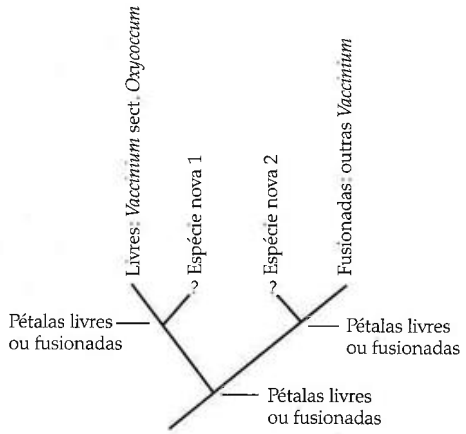


FIGURA 2.18 A adição de espécies para as quais desconhecemos o estado de caráter pode evitar inferências sobre o estado ancestral.

Diversos algoritmos foram desenvolvidos para designar modificações de estados de caráter a porções específicas de árvores (ver Capítulos 3 e 4 de Maddison e Maddison 2000 para uma discussão clara e compreensível deste assunto). Dependendo do algoritmo utilizado, as modificações do estado de caráter podem ser direcionadas em prol de paralelismos (o algoritmo de "transformação retardada" ou DELTRAN, do inglês "*delayed transformation*") ou em prol de reversões (o algoritmo de "transformação acelerada" ou ACCTRAN, do inglês "*accelerated transformation*"). Os resultados podem interferir – algumas vezes de forma bastante importante – em hipóteses que dizem respeito ao processo evolutivo e podem também afetar a forma como os organismos são descritos em uma classificação.

Construindo uma classificação

A teoria da classificação é um tópico com o qual os sistematas vêm brigando há centenas de anos; tais combates resultaram em uma literatura ampla e, freqüentemente, conflitante (ver Capítulo 3). Os princípios da classificação filogenética aqui delineados são amplamente, apesar de não universalmente, aceitos. É preciso salientar que uma classificação costuma ter diversos objetivos. Uma classificação é um vocabulário comum desenvolvido para auxiliar na comunicação. Conseqüentemente, uma classificação deve ser estável; nomes que são freqüentemente alterados não são úteis em termos de comunicação. Além disso, uma classificação deve ser preditiva; ou seja, o nome de uma planta deve auxiliar a compreender melhor a planta e deve guiar na busca de literatura apropriada.

Os sistematas geralmente concordam em relação aos objetivos de um processo de classificação, apesar de discordarem profundamente em relação a como esses objetivos serão atingidos. No presente texto, adotamos um ponto de vista particular, usando classificações filogenéticas em todos os seus aspectos. Assim, sempre que possível, reconhecemos grupos monofiléticos e evitamos grupos parafiléticos ou polifiléticos. Nos poucos casos em que famílias ou ordens não-monofiléticas ainda não foram divididos em unidades monofiléticas, o nome do táxon foi colocado entre aspas. A monofilia de diversos gêneros de angiospermas ainda é bastante questionável, mas relativamente poucas análises filogenéticas estão disponíveis a este nível, de tal forma que, em geral, não tentamos indicar uma possível ou provável parafilia ou polifilia dos gêneros.

A diversidade biológica na Terra é resultante de descendência genealógica com modificações, e grupos monofiléticos devem sua existência a esse processo. Conseqüentemente, é apropriado usar grupos monofiléticos em classificações biológicas de forma a refletir com maior precisão sua história genealógica. Classificações baseadas em grupos monofiléticos são mais preditivas e de maior valor heurístico do que aquelas baseadas em similaridades gerais ou em valorações subjetivas de caracteres específicos (Farris 1979; Donoghue e Cantino 1988).

Classificações filogenéticas, tendo em vista refletirem a genealogia, apresentarão maior utilidade em áreas biológicas, tais como o estudo da distribuição de plantas (fitogeografia), interações parasita-hospedeiro e herbívoros-plantas, biologia da polinização e dispersão de frutos, bem como na abordagem de questões relativas à origem de caracteres adaptativos (Nelson e Platnick 1981); Humphries e Parenti 1986; Brooks e McLennan 1991; Foey et al. 1992). Considerando-se seu potencial preditivo, uma classificação filogenética pode direcionar a busca por genes, produtos biológicos, agentes de controle biológico e espécies com potencial para cultivo. A informação filogenética é também muito útil na tomada de decisões de conservação. Em conclusão, classificações filogenéticas fornecem um arcabouço para o conhecimento biológico e a base para estudos comparativos, conectando todos os diferentes campos da biologia (Cracraft e Donoghue 2004).

A construção de classificações envolve duas etapas. A primeira consiste na delimitação e nomeação dos grupos. Em uma classificação filogenética, esta etapa não apresenta controvérsias: grupos que recebem nomes devem ser monofiléticos. A segunda etapa envolve o ordenamento dos grupos e o posicionamento destes de acordo com uma hierarquia. Esta fase permanece problemática.

Agrupando: grupos que recebem nomes são monofiléticos

Uma classificação filogenética reflete a história evolutiva e visa nomear *apenas* os grupos que são monofiléticos – ou seja, compostos por um ancestral e todos os seus descendentes. No exemplo da Figura 2.4C, inferimos que Asteraceae (as plantas representadas por um losango) são monofiléticas, pois possuem flores em capítulos. As plantas representadas por um quadrado mais as Asteraceae são também monofiléticas, pois compartilham o estado de caráter derivado pétalas fusionadas; esse grupo também possui um nome, Asteridae (ou clado das asterídeas). De forma semelhante, o grupo completo de plantas com pólen tricolpado (plantas representadas por círculos mais as Asteridae) é monofilético e denominado eudicotiledôneas (ou o clado das tricolpadas). Esse grupo poderia ter recebido um nome formal em latim, no entanto, até o momento, não recebeu esse tipo de denominação e provavelmente não há necessidade de que venha a receber.

Na classificação filogenética, grupos parafiléticos não são nomeados. Na Figura 2.4C, um grupo composto pelas plantas representadas por círculos mais as plantas representadas por quadrados seria parafilético. O ancestral comum mais recente compartilhado por qualquer planta representada por um quadrado e uma planta em círculo também é o ancestral comum mais recente de qualquer planta representada por círculo e

uma planta em losango. Em outras palavras, as plantas em círculo são tão longinquamente relacionadas às plantas representadas em quadrado quanto qualquer uma delas o é em relação às plantas em losango. Nomear um grupo que incluísse as plantas em quadrado mais as plantas em círculo significaria dizer que esses dois tipos de planta são intimamente relacionados mesmo que isso não esteja ocorrendo.

Existem diversos exemplos neste livro de grupos de plantas que receberam denominação, mas que atualmente se acredita que sejam parafiléticos. Um exemplo bem conhecido envolve as "briófitas", um grupo que inclui tradicionalmente plantas terrestres avasculares (hepáticas, antóceros e musgos; ver Figura 1.1). No entanto, a distância entre as hepáticas, antóceros e musgos é maior do que a distância entre os musgos e as plantas vascularizadas (traqueófitas). Sem a marcação com aspas, o nome *briófitas* implicaria em uma relação de proximidade entre estas plantas maior do que a relação realmente existente.

Diversas famílias de plantas tradicionalmente reconhecidas, como Apocynaceae e Capparaceae em um senso amplo, são parafiléticas. No presente texto, estas famílias foram recircunscritas de modo a torná-las grupos monofiléticos: Apocynaceae foi combinada com Asclepiadaceae, e Capparaceae foi inserida em Brassicaceae (apesar de alguns sistematas aceitarem Capparaceae s.s. e Cleomaceae).

Nomeando: nem todos os grupos são nomeados

Uma classificação filogenética visa dar nomes unicamente a grupos monofiléticos, mas o fato de um grupo ser monofilético não significa que ele deva obrigatoriamente receber um nome. As razões para essa situação são de ordem prática. Poderíamos dispor cada par de espécies em seu próprio gênero, cada par de gêneros em sua própria família, cada par de famílias em sua própria superfamília e assim por diante. No entanto, este tipo de classificação seria inconvenientemente grande; além disso, não seria estável, pois nossa visão em relação a espécies irmãs se alteraria cada vez que uma nova espécie fosse descrita, o que levaria a uma nova visão de toda a classificação, a qual, por sua vez, deveria ser reorganizada de acordo com a nova visão.

Na prática, vários grupos monofiléticos não recebem nomes. Por exemplo, o gênero *Stenanthium* (Melanthiaceae) é monofilético e contém quatro espécies (Zomlefer et al. 2001; Zomlefer e Judd 2002; Wofford 2006). Apesar de estar claramente definido que estas quatro espécies se organizam em dois pares monofiléticos, nenhum dos pares recebeu nome especial, e poucos sistematas consideram a necessidade de fazê-lo. Em outro exemplo, praticamente a metade dos gêneros da família das gramíneas se concentra em um único grande clado que contém quatro grandes subfamílias tradicionalmente reconhecidas e duas outras menores. Apesar dos agrostólogos se referirem ao clado por meio da denominação de clado PACCAD (um acrônimo para Panicoideae-Arundinoideae-Centothecoideae-Chloridoideae-Aristidoideae-Danthonioideae), ele não possui um nome formal em latim.

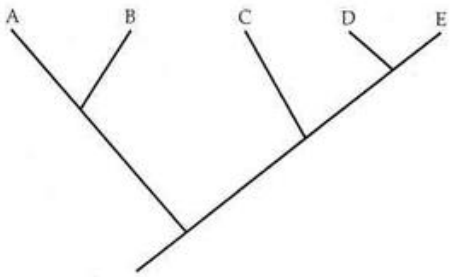
Como os sistematas decidem quais grupos monofiléticos devem receber nomes? Não existe um conjunto de regras codificado, mas diversos critérios têm sido sugeridos, alguns dos quais são usados comumente apesar de não estarem totalmente ajustados. Um dos principais critérios – e talvez *o* critério principal – é a força das evidências que sustentam um dado grupo. Idealmente, apenas clados ligados por muitos caracteres derivados compartilhados deveriam ser formalmente reconhecidos e receber nomes em processos de classificação. Isso faz sentido quando queremos que a classificação funcione como um vocabulário comum.

Os nomes tornam-se mais úteis quando podem ser definidos e, quanto maior a exatidão da definição, melhor será o nome. Em outras palavras, para receber um nome, um clado deve apresentar um conjunto de caracteres que possa distingui-lo dos demais clados, podendo ser **diagnosticado**. Esse critério também é importante para a estabilidade da nomenclatura: se o significado do nome sofre modificações cada vez que uma nova filogenia é construída ou cada vez que um novo caráter é examinado, o nome torna-se efetivamente sem significado.

Um segundo critério consiste na presença de um caráter morfológico óbvio. Apesar de os sistematas talvez não concordarem com a importância desse critério, ele representa uma extensão importante da idéia de um grupo bem sustentado e é também relevante quando do uso das classificações por não-sistematas, com o objetivo de identificação. Se, por exemplo, a única forma de uma bióloga de campo identificar um dado organismo é por meio de uma alanina ou de uma serina na posição 281 de sua molécula ribulose 1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase, ela provavelmente não considerará a classificação muito útil para fazer inferências a respeito do organismo. Se, por outro lado, ela souber que o organismo em questão é uma gramínea contendo uma estrutura de espigueta específica, poderá facilmente e fidedignamente inferir diversos aspectos de sua biologia. (A ausência de sinapomorfia morfológica óbvia é uma das muitas razões de o clado PACCAD não ter recebido um nome.) Os caracteres utilizados para a classificação não necessitam ser os mesmos usados para a identificação, porém muitos sistematas preferem dar nomes a clados que sejam facilmente reconhecidos por meio da morfologia.

Outro critério consiste no tamanho do grupo. A memória humana tem grande facilidade em recordar pequenas quantidades de itens (em um intervalo entre 3 e 7) (Stevens 1998); no entanto, mecanismos mnemotécnicos adicionais são necessários para organizar e recordar grandes quantidades de itens. (Por exemplo, considere quantos CPFs contendo 11 dígitos você consegue se lembrar em comparação com números de telefone com até 8 dígitos). Uma das formas de organizar o pensamento, em termos de *taxa* muito numerosos, é pela divisão de grupos grandes em grupos menores. Nas palavras de Davis e Heywood (1963: 83), "Devemos ser capazes de posicionar *taxa* em *taxa* superiores de tal forma que possamos reencontrá-los." O gênero *Stenanthium* pode ser redefinido para agrupar apenas *Stenanthium gramineum* e *S. diffusum*, e um novo gênero pode ser descrito para incluir *S. densum* e *S. leimanthoides*. No entanto, são poucas as razões para fazer essa divisão, visto ser fácil acompanhar um conjunto de quatro espécies. Além disso, não existem muitas razões para dividir um grupo grande se clados bem sustentados não puderem ser identificados em seu interior.

Um quarto critério consiste na estabilidade da nomenclatura. Uma classificação é, no final das contas, um vocabulário, uma forma de comunicação. Essa comunicação não ocorrerá se os significados dos nomes constantemente sofrerem modificações. Assim, considerando-se conjuntos de grupos monofiléticos diagnosticáveis e bem sustentados que recebe-



Nível categórico	Convenção de seqüenciamento
Família ABCDE	Família ABCDE
Gênero AB	Gênero AB
Espécie A	Espécie A
Espécie B	Espécie B
Gênero CDE	Gênero C
Subgênero C	Espécie C
Espécie C	Gênero DE
Subgênero DE	Espécie D
Espécie D	Espécie E
Espécie E	

FIGURA 2.19 Classificações alternativas baseadas na filogenia de um grupo hipotético dos *taxa* A, B, C, D e E. A classificação à esquerda utiliza quatro categorias, ou níveis (família, gênero, subgênero e espécie); a classificação à direita usa apenas três níveis (família, gênero e espécie) acrescida de uma convenção de seqüenciamento.

ram um nome no passado, estes podem – e argumentamos que devem – permanecer com a nomeação. Esse é também um argumento contrário à aferição de nome formal ao clado do PACCAD das gramíneas, o que levaria a um conjunto de modificações desnecessárias que atingiria usos taxonômicos padronizados e estabelecidos há bastante tempo (Backlund e Bremer 1998; Stevens 1998).

Categorias: as categorias são arbitrárias

Após decidir quais grupos monofiléticos receberão nomes, ainda é necessário definir exatamente como será realizado o processo de nomeação. Os grupos podem, por exemplo, ser numerados, e um índice geral pode listar quais elementos serão englobados por cada grupo numerado. Esta abordagem é similar ao sistema utilizado por companhias telefônicas para organizar os números de telefone. Naturalmente, a dificuldade encontrada é que, sem a existência de uma lista telefônica (um índice geral) e/ou uma excelente memória, o sistema torna-se inacessível.

A classificação biológica visa fornecer um vocabulário de trabalho que transmita informação filogenética, mas que mesmo assim possa ser compreendido por biólogos que não sejam prioritariamente sistematas. Visto que uma filogenia apresenta similaridades estruturais a uma hierarquia, na qual grupos menores estão inseridos em grupos maiores, os quais por sua vez estão incluídos em grupos ainda maiores, é sensato que a classificação reflita este fato sob a forma de uma hierarquia.

A classificação botânica usa um sistema desenvolvido no século XVIII, no qual *taxa* são definidos em posições (ou categorias) determinadas, como reino, filo, classe, ordem, família, gênero e espécie (i.e., as categorias de Linneu) (ver Capítulo 3 e Apêndice 1). Uma classificação dos grupos monofiléticos que foram nomeados deve ser logicamente consistente com as relações filogenéticas hipotetizadas para os organismos que estão sendo classificados (como expresso através da seqüência de pontos de ramificação em um cladograma). Ou seja, as categorias da classificação de Linneu são usadas para expressar relações entre grupos-irmãos.

Mesmo considerando-se que *taxa* monofiléticos representam grupos reais que existem na natureza como resultado do processo histórico da evolução, as categorias *per se* são apenas construções mentais.

Estes patamares de classificação apresentam significado apenas relativo (e não absoluto) (Stevens 1998). Em outras palavras, o nível de família é menos inclusivo do que o nível de ordem e mais inclusivo do que o nível de gênero, porém não existem critérios disponíveis para indicar que um determinado táxon, por exemplo, angiosperma, seja reconhecido no nível de filo, classe ou ordem.

Na Figura 2.19, um cladograma de *taxa* imaginários de A até E é primeiramente convertido para uma classificação hierárquica estabelecida de acordo com as categorias definidas por Linneu. Observe que o subgênero DE está alocado no interior do gênero CDE, que por sua vez está alocado no interior da família ABCDE. (Mas poderíamos ter tratado o clado ABCDE como ordem, o clado CDE como uma família e o clado DE como um gênero.) Muitas vezes, contudo, para expressar completamente as relações de grupos-irmãos (em um cladograma), são necessárias mais categorias do que as que se encontram disponíveis (em uma taxonomia hierárquica), mesmo após a criação de categorias adicionais mediante o uso dos prefixos *super-* e *sub-*.

Uma modificação do método de classificação aqui salientado é a **convenção de seqüenciamento**, a qual estabelece que *taxa* que formam uma porção assimétrica de um cladograma devem ser posicionados em uma mesma categoria e organizados de acordo com sua ordem de ramificação (Wiley 1979, 1981). Assim, na Figura 2.19, os conjuntos AB, C e DE podem ser designados como gêneros. A seqüência dos nomes na classificação denota a seqüência de ramificação no cladograma. Observe que essa convenção equivale a dizer que nem todos os grupos monofiléticos receberão nomes.

Mesmo considerando-se que a categorização é arbitrária, os critérios aqui descritos para a decisão dos grupos que devem ser nomeados podem também ser aplicados para decidir o nível no qual um determinado grupo será incluído (ver Stevens 1998 para uma discussão detalhada). Neste ponto, novamente a estabilidade nomenclatural assume um papel im-

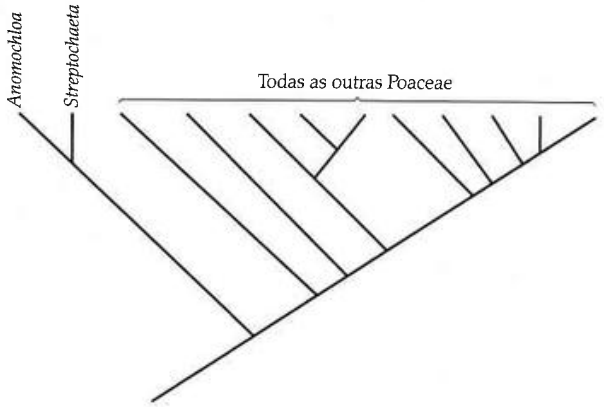


FIGURA 2.20 Filogenia das Poaceae indicando a posição dos gêneros *Anomochloa* e *Streptochaeta*.

portante. Por exemplo, recentemente foi demonstrado que a linhagem da família Poaceae que divergiu mais precocemente inclui apenas dois gêneros atuais, *Anomochloa* e *Streptochaeta* (Figura 2.20). Dessa forma, poderíamos, em princípio, criar uma nova família para *Anomochloa* e *Streptochaeta*, pois ela seria monofilética e também deixaria Poaceae como monofilética. Para fins de estabilidade, no entanto, é sensato deixar os dois gêneros em Poaceae, onde lhes foi conferido um nome em nível de subfamília: Anomochlooideae.

Alguns sistematas propuseram o abandono do sistema de Linneu e a substituição deste por uma "taxonomia filogenética". Uma completa exploração desta possibilidade não faz parte do escopo de nosso texto, mas abordaremos brevemente alguns dos argumentos contrários ao uso das categorias de Linneu.

Visto que as categorias são arbitrárias, um gênero (grupo de espécies) em uma família pode não possuir a mesma idade, compreender a mesma quantidade de variabilidade ou mesmo compartilhar qualquer outra coisa – além do fato de ambos serem grupos monofiléticos – com um gênero de outra família. Sistematas experientes em geral estão cientes disso (Darwin, por exemplo, estava ciente dessa situação) e sabem que gêneros, famílias, e assim por diante, não são unidades comparáveis (Stevens 1997). Alguns cientistas, no entanto, freqüentemente utilizam tais categorias como se fossem reais. Por exemplo, é comum medir a diversidade vegetal por meio da listagem do número de famílias representadas pela flora local, mesmo sabendo-se que a unidade *família* não possui um significado real em particular.

Se a categoria é arbitrária, uma conseqüência lógica seria a eliminação completa das categorias. Os *taxa* seriam arranjados em grupos, mas esses grupos não receberiam qualquer denominação como gênero, família, ordem ou outra categoria qualquer. Esse tipo de categorização já existe informalmente, sobretudo entre grupos acima do nível de ordem. As eudicotiledôneas, por exemplo, são amplamente reconhecidas como monofiléticas, mas não receberam uma categoria específica na hierarquia de Linneu. De forma similar, poucos sistematas se preocupam em definir se as angiospermas devem ser reconhecidas como divisão, classe, subclasse, superordem ou alguma outra categoria; elas são nitidamente monofiléticas e designadas pelo nome não-linneano de *angiospermas*.

A eliminação dos níveis ou categorias torna-se, no entanto, mais problemática entre ordens, famílias e gêneros. Grupos designados a tais categorias são corriqueiros e seus nomes usados comumente, o que torna pouco provável que uma forma inteiramente nova de nomenclatura seja aceita de imediato e sem protestos. Não obstante, um sistema alternativo de nomenclatura filogenética, conhecido como *PhyloCode*, está sendo desenvolvido. O PhyloCode é estruturado inteiramente à margem das regras do Código Internacional de Nomenclatura Botânica (ICBN), que governa o uso das categorias de Linneu e é, há muito tempo, usado por todos os taxonomistas vegetais (ver Apêndice 1). O PhyloCode é um sistema de nomenclatura alternativo, e não uma revisão do sistema atualmente existente (ver *Website* do PhyloCode em www.ohiou.edu/phylocode).

Um outro resultado dos estudos filogenéticos é a observação de que diversas filogenias encontram-se apenas parcialmente resolvidas, de tal forma que, considerando-se os dados disponíveis, um posicionamento exato dos *taxa* é impossível. Isto quer dizer que algumas espécies não podem ser posicionadas com certeza em um gênero, e que alguns gêneros não podem ser fidedignamente designados como pertencentes a uma dada família. O sistema atual permite posicionamentos duvidosos acima da categoria de espécie, refletidos na categoria *incertae sedis* – literalmente, "de posição incerta". Uma alternativa seria um sistema sem categorias, no qual não seria necessário nem o posicionamento em um grupo maior, nem a outorga de nomes a todos os ramos de uma dicotomia ou politomia.

Os autores do presente texto estão envolvidos na reclassificação de gêneros, famílias e ordens com base em dados filogenéticos e consideram que – se uma filogenia está clara – o uso da hierarquia-padrão de Linneu é bastante simples (principalmente quando suplementado por nomes informais não-categorizados). Quando a filogenia não está nítida, é geralmente razoável esperar a disponibilização de novos dados antes de modificar a classificação.

Para uma discussão a respeito dos problemas encontrados no uso do sistema de Linneu para a classificação filogenética, consulte Wiley 1981; de Queiroz e Gauthier 1990, 1992; Wiley e colaboradores 1991; Forey e colaboradores 1992; e Hibbett e Donoghue 1998.

Comparando as classificações filogenéticas com as classificações derivadas do uso de outros métodos taxonômicos

Apesar de os métodos filogenéticos constituírem uma abordagem bastante disseminada, nem todos os taxonomistas os utilizam. Algumas sistematas postulam que, ao longo da evolução, eventos de paralelismo e reversão foram tão comuns que os detalhes da história evolutiva nunca serão decifrados. Este ponto de vista deu origem a uma escola de sistematas conhecida como **fenética**. Os feneticistas argumentam que, considerando-se que a história evolutiva nunca pode ser detectada de forma inequívoca, a melhor classificação para os organismos será a realizada por meio de sua similaridade geral. Dessa forma, organismos similares são posicionados em conjunto dentro de um mesmo grupo, ao passo que organismos muito diferentes são posicionados em grupos distintos (Sneath e Sokal 1973).

Uma grande dificuldade da abordagem fenética reside no fato de muitos sistematas terem produzido diagramas semelhantes a árvores, agrupando organismos por sua similaridade geral, e esses diagramas terem sido interpretados como se refletissem a história evolutiva. Algumas vezes esta abordagem leva a resultados similares aos resultados encontrados por uma análise filogenética, mas, em alguns casos, leva à produção de "grupos" compostos por organismos que compartilham apenas o fato de serem diferentes dos demais, inclusive dos próprios integrantes do grupo. Tais grupos mostram-se parafiléticos ou polifiléticos.

O desenvolvimento de métodos fenéticos foi um importante prelúdio para a aceitação e uso das abordagens filogenéticas. Um taxonomista que construía uma classificação fenética inicialmente observava com cuidado todos os caracteres possíveis. Esses caracteres eram divididos em estados, ou o valor quantitativo do caráter era anotado (p. ex., uma série de medidas de comprimento foliar era realizada e registrada a média para cada táxon). Esta informação era organizada

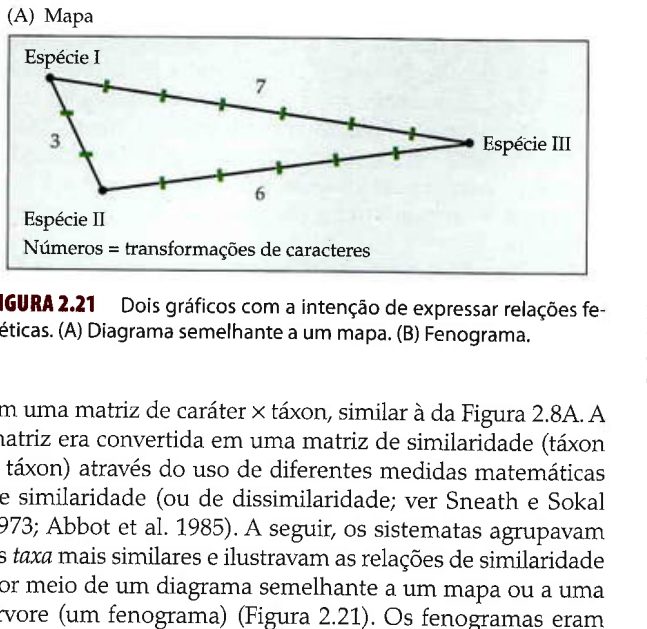


FIGURA 2.21 Dois gráficos com a intenção de expressar relações fenéticas. (A) Diagrama semelhante a um mapa. (B) Fenograma.

em uma matriz de caráter × táxon, similar à da Figura 2.8A. A matriz era convertida em uma matriz de similaridade (táxon × táxon) através do uso de diferentes medidas matemáticas de similaridade (ou de dissimilaridade; ver Sneath e Sokal 1973; Abbot et al. 1985). A seguir, os sistematas agrupavam os *taxa* mais similares e ilustravam as relações de similaridade por meio de um diagrama semelhante a um mapa ou a uma árvore (um fenograma) (Figura 2.21). Os fenogramas eram construídos usando-se algoritmos de agrupamento, ao passo que os diagramas semelhantes a mapas eram provenientes de estudos de ordenação que empregavam análises estatísticas multivariadas (ver Abbot et al. 1985).

Muitas das classificações produzidas a partir de métodos fenéticos são úteis para a identificação e localização de informações. No entanto, essas classificações não foram desenvolvidas com o objetivo de recuperar a história evolutiva e, portanto, não são adequadas para o posicionamento de questões evolutivas. Sistemas fenéticos não fazem distinção entre sinapomorfias e evolução paralela ou convergente.

A **taxonomia evolutiva** também diferia da taxonomia filogenética em termos da abordagem de classificação. A similaridade morfológica de um grupo era de extrema importância, ao passo que monofilia e parafilia (no estrito senso cladístico destas palavras) eram secundárias. Assim, um grupo podia ser reconhecido com base em uma combinação única de caracteres derivados e ancestrais compartilhados (Figura 2.22). Um importante fato era o reconhecimento de "lacunas" no padrão de variação entre grupos filogeneticamente adjacentes (Simpson 1961; Ashlock 1979; Cronquist 1987; Mayr e

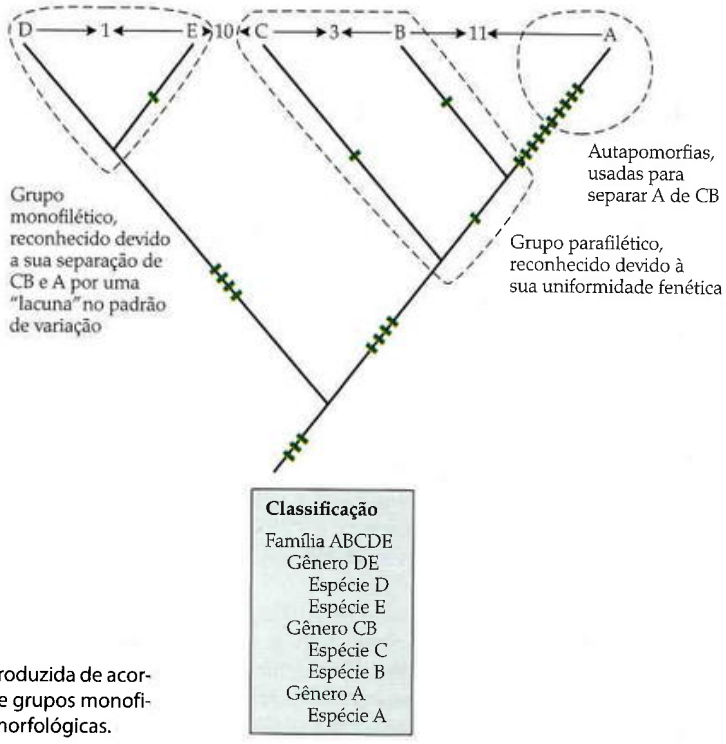


FIGURA 2.22 Filogenia e uma classificação não-filogenética produzida de acordo com a escola evolutiva. A classificação inclui uma mistura de grupos monofiléticos e parafiléticos, separados uns dos outros por "lacunas" morfológicas.

Ashlock 1991). Caracteres considerados evolutivamente (ou ecologicamente) significativos foram extremamente discutidos, e a competência, a autoridade e a intuição dos sistematas foram fundamentais neste debate. Em conclusão, apesar das classificações evolutivas geralmente se referirem à evolução e apesar de os grupos reconhecidos nestas classificações serem geralmente monofiléticos, era esperado que os *taxa* fossem morfologicamente homogêneos e que estivessem separados uns dos outros por lacunas discretas (Ashlock 1979; Stuessy 1983, 1990; Stevens 1986; Mayr e Ashlock 1991).

Já foi dito que a sistemática é tanto uma arte quanto uma ciência (apesar da afirmação trazer à tona o questionamento sobre as definições de arte e ciência), de um lado porque existem muitos aspectos desta disciplina que ainda parecem não possuir uma base objetiva. Um fato importante na sistemática filogenética é que pelo menos um dos principais aspectos da sistemática – a delimitação de grupos – sofreu uma formalização que é geralmente aceita e que pode ser seguida. Ao contrário das classificações evolutivas e fenéticas, que apresentam ambigüidades em termos de critérios de agrupamento, as classificações filogenéticas são precisas. Um grupo denominado pode ser considerado monofilético, incluindo todos os descendentes a partir de um único ancestral comum.

BIBLIOGRAFIA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

Itens marcados com asterisco são especialmente recomendados para os leitores interessados em informações adicionais sobre os assuntos discutidos neste capítulo.

Abbot, L. A,, F. A. Bisby and D. A. Rogers. 1985. *Taxonomic analysis in biology.* Columbia University Press, New York. [Uma introdução a diversos métodos fenéticos.]

Albert, V. A., A. Backlund, K. Bremer, M. W. Chase, J. R. Manhart, B. D. Mishler and K. C. Nixon. 1994. Functional constraints and *rbcL* evidence for land plant phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 534-567.

Ashlock, P. D. 1979. An evolutionary systematist's view of classification. *Syst. Zool.* 28: 441-450. [Apresentação de um método explícito e de simples compreensão para construir uma classificação taxonômica evolutiva.]

*Backlund, A. and K. Bremer. 1998. To be or not to be: Principles of classification and monotypic plant families. *Taxon* 47: 391-400.

Bremer, K. 1983. Angiosperms and phylogenetic systematics. *Verh. Naturwiss. Verein Hamburg26:* 343-354. [Uma discussão sobre evolução reticulada e cladística.]

Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803. [O índice de decaimento.]

Bremer, K. and H.-E. Wanntorp. 1979. Hierarchy and reticulations in systematics. *Syst. Zool.* 28: 624-627.

*Brooks, D. R. and D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior.* University of Chicago Press, Chicago. [Uma apresentação excelente dos usos biológicos para hipóteses filogenéticas.]

Burleigh, J. G. and S. Mathews. 2004. Phylogenetic signal in nucleotide data from seed plants: Implications for resolving the seed plant tree of life. *Am. J. Bot.* 91: 1599-1613.

Cantino, P. D., H. N. Bryant, K. de Queiroz, M. J. Donoghue, T. Eriksson, D. M. Hillis and M. S.Y. Lee. 1999. Species names in phylogenetic nomenclature. *Syst. Biol.* 48: 790-807.

*Cracraft, J. and M. J. Donoghue. 2004. *Assembling the tree of life.* Oxford University Press, Oxford and New York.

Cronquist, A. 1987. A botanical critique of cladism. *Bot. Rev.* 53:1-52.

*Dahlgren, R. and F. N. Rasmussen. 1983. Monocotyledon evolution: Characters and phylogenetic estimate. In *Evolutionary biology,* vol. 16, M. K. Hecht, B. Wallace and G. T. Prance (eds.), 255-395. Plenum Press, New York. [Uma introdução simples para a metodologia cladística.]

Davis, P. D. and V. H. Heywood. 1963. *Principles of angiosperm taxonomy.* Krieger, New York.

*de Queiroz, K. and J. Gauthier. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. Syst. *Zool* 39: 307-322. [Uma proposta para abandonar o sistema linneano.]

de Queiroz, K. and J. Gauthier. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 449-480.

de Queiroz, A., M. J. Donoghue and J. Kim. 1995. Separate versus combined analyses of phylogenetic evidence. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 567-581.

*Donoghue, M. J. and P. D. Cantino. 1988. Paraphyly, ancestors, and the goals of taxonomy: A botanical defense of cladism. *Bot. Rev.* 54: 107-128.

Doyle, J. A., M. J. Donoghue and E. A. Zimmer. 1994. Integration of morphological and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 419-450.

*Eldredge, N. and J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: Methods and theory in comparative biology.* Columbia University Press, New York.

*Farris, J. S. 1974. Formal definitions of paraphyly and polyphyly. *Syst. Zool.* 23: 548-554. [Aqui um grupo polifilético é definido como "um grupo onde o ancestral em comum mais recente é designado não ao próprio grupo, mas em outro".]

Farris, J. S. 1979. The information content of the phylogenetic system. *Syst. Zool.* 28: 458-519.

Farris, J. S. 1989. *Hennig86,* Version 1.5. Port Jefferson Station, NY.

Felsenstein, J. 1978. Cases in which parsimony and compatibility methods will be positively misleading. *Syst. Zool.* 27: 401-410.

Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *J. Mol. Evol.* 17: 368-376.

Felsenstein, J. 1989. *PHYLIP 3.2 manual.* University of California Herbarium, Berkeley.

*Forey, P. L., C. J. Humphries, I. L. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert and D. M. Williams. 1992. *Cladistics: A practical course in systematics.* Oxford University Press, Oxford. [Um resumo dos métodos cladísticos em uso naquela época.]

*Frohlich, M. W. 1987. Commonis-primitive: A partial validation by tree counting. *Syst. Bot.* 12: 217-237. [O princípio diz que havendo um grupo interno e um grupo externo, ambos com estados A e B de um caráter homólogo, se o estado A é muito mais comum que o B *no grupo externo*, então o estado A é provavelmente ancestral *no grupo interno*.]

Funk, V. A. 1985. Phylogenetic patterns and hybridization. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 681-715.

Gift, N. and P. F. Stevens. 1997.Vagaries in the delimitation of character states in quantitative variation: An experimental study. *Syst. Biol.* 46: 112-125.

*Givnish, T. J. and K. J. Sytsma. 1997. Homoplasy in molecular vs. morphological data: The likelihood of correct phylogenetic inference. In *Molecular evolution and adaptive radiation,* T. J. Givnish and K. J. Sytsma (eds.), 55-101. Cambridge University Press, Cambridge.

Goloboff, P. A. 1993. *NONA,*Version 1.5.1. P. A. Goloboff, Tucumán, Argentina.

Hall, B. G. 2005. *Phylogenetic trees made easy,* 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

*Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics.* University of Illinois Press, Urbana.

Hibbett, D. and M. J. Donoghue. 1998. Integrating phylogenetic analysis and classification in fungi. *Mycologia* 90: 347-356.

Hillis, D. M., M. W. Allard and M. M. Miyamoto. 1993. Analysis of DNA sequence data: Phylogenetic inference. *Methods Enzymol.* 224: 456-87.

*Huelsenbeck, J. P. 1995. Performance of phylogenetic methods in simulation. *Syst. Biol.* 44: 17-48. [Comparação de máxima verossimilhança, parcimônia e semelhança geral em simulações de computador para gerar árvores filogenéticas.]

*Huelsenbeck, J. P. and D. M. Hillis. 1993. Success of phylogenetic methods in the fourtaxon

case. *Syst. Biol.* 42: 247-264. [Muitos tipos de métodos baseados na parcimônia são relativamente bem sucedidos na reconstrução de filogenias]

Humphries, C. J. and V. A. Funk. 1982. Cladistic methodology. In *Current concepts in plant taxonomy* (Systematics Association Special Volume, No. 25), V. H. Heywood and D. M. Moore (eds.), 323-362. Academic Press, London. [Uma introdução às metodologias básicas da cladística.]

Humphries, C. J. and L. R. Parenti. 1986. *Cladistic biogeography.* Clarendon, Oxford.

Kellogg, E. A. 1989. Comments on genomic genera in the Triticeae. *Am. J. Bot.* 76: 796-805.

Kellogg, E. A., R. Appels and R. J. Mason-Gamer. 1996. When genes tell different stories: The diploid genera of Triticeae (Gramineae). *Syst. Bot.* 21: 321-347.

Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries and D. M. Williams. 1998. *Cladistics: The theory and practice of parsimony analysis,* 2nd ed. Oxford University Press, Oxford. [Um resumo dos métodos para construir hipóteses filogenéticas baseadas na parcimônia, incluindo tópicos relacionados com os caracteres.]

Kron, K. A. and W. S. Judd. 1997. Systematics of the *Lyonia* group (Andromedeae, Ericaceae) and the use of species as terminals in higher level cladistic analyses. *Syst. Bot.* 22: 479-492.

*Maddison, D. R. and W. P. Maddison. 2000. *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution,* Version 4.0. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [Um programa muito útil para explorar a evolução de caracteres em um cladograma.]

Maddison, W. P, M. J. Donoghue and D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33: 83-103.

Mayr, E. and P. D. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology,* 2nd ed. McGraw-Hill, New York.

*McDade, L. A. 1990. Hybrids and phylogenetic Systematics. I. Patterns of character expression in hybrids and their implications for cladistic analyses. *Evolution* 44: 1685-1700.

*McDade, L. A. 1992. Hybrids and phylogenetic Systematics. II. The impact of hybrids on cladistic analyses. *Evolution* 46: 1329-1346.

McDade, L. A. 1997. Hybrids and phylogenetic Systematics. III. Comparison with distance methods. *Syst. Bot. 22:* 669-683.

Nelson, G. and N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography.* Columbia University Press, New York.

Pankhurst, R. J. 1991. *Practical tca.onom.ic computing.* Cambridge University Press, Cambridge. [A utilização de computadores e bases de dados em análises cladísticas e fenéticas.]

*Quicke, D. L. J. 1993. *Principles and techniques of contemporary taxonomy.* Blackwell, London.

Remane, A. 1952. *Die Grundlagen des naturlichen Systems, der vergleichenden Anatomie and der Phylogenetik* (The principles of the natural system, comparative anatomy, and phylogenetics). Geest & Portig, Leipzig.

Rydin, C., M. Källersjó and E. M. Friis. 2002. Seed plant relationships and the systematic position of Gnetales based on nuclear and chloroplast DNA. *Int. J. Plant Sci.* 163: 197-214.

*Sanderson, M. J. and M. J. Donoghue. 1989. Patterns of variation in leveis of homoplasy *Evolution* 43: 1781-1795.

Schuh, R. T. 2000. *Biological Systematics: Principles and applications.* Cornell University Press, Ithaca, NY. [Uma cobertura detalhada da metodologia cladística e de sua aplicação em biogeografia, ecologia e conservação.]

Simpson, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy.* Columbia University Press, New York.

Sneath, P. H. A. and R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy.* Freeman, San Francisco.

Sokal, R. R. 1986. Phenetic taxonomy: Theory and methods. *Annu. Rev. Ecol Syst.* 17: 423-442.

*Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1980. An experiment in taxonomic judgment. *Syst. Bot.* 5: 341-365.

Stevens, P. F. 1980. Evolutionary polarity of character states. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 333-358.

*Stevens, P. F. 1984. Homology and phylogeny: Morphology and Systematics. *Syst. Bot.* 9: 395-409.

Stevens, P. F. 1986. Evolutionary classification in botany, 1960-1985. *J. Arnold Arbor.* 67: 313-339.

*Stevens, P. F. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: A review. *Syst. Bot.* 16: 553-583.

Stevens, P. F. 1997. How to interpret botanical classifications: Suggestions from history. *BioScience* 47: 243-250.

Stevens, P. F. 1998. What kind of classification should the practising taxonomist use to be saved? In *Plant diversity in Malesia III: Proceedings of the 3rd International Flora Malesiana Symposium 1995,* J. Dransfield, M. J. E. Coode and D. A. Simpson (eds.), 295-319. Royal Botanical Gardens, Kew, London.

Stuessy, T. F. 1983. Phylogenetic trees in plant Systematics. *Sida* 10: 1-13.

Stuessy, T. F. 1990. *Plant taxonomy.* Columbia University Press, New York.

*Swofford, D. L. 1993. *PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony,* Version 3.1.1. Distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign.

*Swofford, D. L. 2000. *PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony and other methods,* Version 4.0. [Edição teste Beta, distribuída por Sinauer Associates, Sunderland, MA.]

*Swofford, D. L., G. J. Olsen, P. J. Waddell and D. M. Hillis. 1996. Phylogenetic inference. In *Molecular Systematics,* 2nd ed., D. M. Hillis, C. Moritz and B. K. Mable (eds.), 407-514. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [Um excelente resumo dos métodos de construção de árvores filogenéticas.]

Sytsma, K. J. and J. C. Pires. 2001. Plant systematics in the next 50 years-Remapping the new frontier. *Taxon* 50: 713-732.

*Wagner, W. H., Jr. 1980. Origin and philosophy of the groundplan-divergence method of cladistics. *Syst. Bot.* 5: 173-193.

Wagner, W. H., Jr. 1983. Reticulistics: The recognition of hybrids and their role in cladistics and classification. In *Advances in cladistics: Proceedings of the second meeting of the Willi Hennig Society,* N. I. Platnick and V. A. Funk (eds.), 63-79. Columbia University Press, New York.

Watrous, L. E. and Q. D. Wheeler. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.

Weins, J. J., ed. 2000. *Phylogenetic analysis of morphological data.* Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Wiley, E. O. 1979. An annotated Linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Syst. Zool.* 28: 308-337.

*Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics.* Wiley, New York. [Uma detalhada discussão dos princípios da cladística.]

*Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks and V. A. Funk. 1991. *The compleat cladist: A primer of phylogenetic procedures* (University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publication, No. 19). University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence. [Um resumo dos métodos cladísticos em uso nessa época.]

Wofford, B. E. 2006. A new species of *Stenanthium* (Melanthiaceae) from Tennessee, U.S.A. *Sida 22:* 447-459.

Zomlefer, W. B. and W. S. Judd. Resurrection of segregates of the polyphyletic genus *Zigadenus* s.l. (Liliales: Melanthiaceae) and resulting new combinations. *Novon* 12: 299-308.

Zomlefer, W. B., N. H. Williams, W. M. Whitten and W. S. Judd. 2001. Generic circumscription and relationships in the tribe Melanthieae (Liliales, Melanthiaceae), with emphasis on *Zigadenus:* Evidence from ITS and *trnL-F* sequence data. *Am. J. Bot.* 88: 1657-1669.

3

Sistemas de Classificação das Angiospermas: Uma Perspectiva Histórica

Através da história, os cientistas têm tentado determinar a melhor forma de classificar os seres vivos. Suas idéias sobre como fazê-lo têm mudado consideravelmente ao longo do tempo. Neste capítulo discutiremos as principais maneiras como os botânicos classificaram as plantas e o contexto teórico em que se baseavam estas classificações. No entanto, a história das classificações é apenas uma parte da história da sistemática. Em particular, as primeiras coleções nas quais se baseia grande parte da sistemática não são os reflexos naturais do conhecimento em aumento, mas decorrem da expansão colonial européia e, em muitos casos, estavam enviesadas por fatores tais como o preço que os donos de herbários privados podiam pagar ou o interesse que determinados grupos taxonômicos despertavam nos pesquisadores. A sistemática também foi moldada pelas relações freqüentemente complexas entre botânicos profissionais e amadores e destes com o público em geral. Estas relações fazem parte do contexto histórico da nossa disciplina, mesmo se sabemos muito pouco sobre elas (mas ver, por exemplo, Allen 1976).

Se você olha para as árvores filogenéticas entre os Capítulos 7 e 9, perceberá que é possível estruturar classificações que reflitam precisamente os clados nestas filogenias (ver Capítulo 2). Classificações e filogenias são hierárquicas e são compostas de grupos contidos dentro de grupos. No entanto, algumas classificações hoje utilizadas (em particular as classificações evolutivas) não tentam representar filogenias dessa forma e não são estritamente hierárquicas. O que estas classificações tratam de fazer pode apenas ser entendido no contexto de uma longa história que inicia quando ninguém tinha qualquer idéia acerca da evolução. Assim, para entender as classificações, devemos entender sua história.

No passado, os idealizadores de classificações tinham idéias bem diferentes das que temos hoje sobre a natureza e sobre a função das classificações. Mesmo assim, tendemos a assumir que nossas idéias e as deles são as mesmas. Este problema

tende a piorar porque o significado de alguns termos tem mudado ao longo do tempo. O termo *sistema* é um exemplo muito claro: hoje ele refere-se a um conjunto de relações em genealogias (de Queiroz 1988), mas, no final do século XVIII, este termo era utilizado para denominar classificações baseadas em um único caráter – exceto no Reino Unido, onde designava classificações baseadas em muitos caracteres, o que no resto da Europa era chamado de *método*!. Além disso, os sistematas vegetais (talvez mais do que quaisquer outros sistematas) têm tradicionalmente desconfiado de teorias e considerado a classificação como uma disciplina empírica "livre de teorias" (ver Stevens 1986, 1990, 1994, 1998a, e Kornet 1991, para uma discussão sobre este assunto). Acreditava-se que teorias não deveriam afetar as observações ou classificações dos sistematas. Por tal motivo, com freqüência os sistematas não têm conseguido ou querido explicar os motivos sobre suas decisões em relação à classificação.

Este capítulo descreverá um pouco da história da classificação botânica para mostrar como idéias antigas, com freqüência não-filogenéticas, foram incorporadas nos atuais sistemas de classificação. Em primeiro lugar, discutiremos a contínua e duradoura tensão entre aqueles que fazem as classificações, a maioria dos quais quer entender as relações entre os grupos. Devemos lembrar, no entanto, que o termo *relações* tem significados diferentes para pessoas diferentes), e aqueles que as utilizam (que simplesmente gostariam que as classificações fossem estáveis). Assim, discutiremos como são compreendidas as relações, como a natureza é visualizada e como são delimitadas as categorias hierárquicas superiores. Indicaremos também os motivos das modificações na circunscrição de alguns dos principais grupos e seu contexto histórico (aqui só discutiremos as principais categorias hierárquicas superiores – acima de gênero; para uma discussão sobre o conceito de espécie, ver Capítulo 6 e Stevens 1992, 1997b).

Classificação, natureza e estabilidade

Ao longo de centenas de anos, os botânicos tentaram desenvolver classificações "naturais". Até recentemente assumimos que a história da sistemática era a história de um único sistema "natural" que foi sendo desenvolvido gradualmente ao longo dos séculos. Estes princípios foram explicitados pela primeira vez por Caesalpinus. Tournefort e Linneu descreveram gêneros "naturais", e Linneu sugeriu certo número de famílias "naturais", embora não as tenha descrito. O método "natural" recebeu um forte impulso em 1789, com o *Genera Plantarum*, de A. L. de Jussieu, onde este autor descreveu gêneros e famílias e inseriu estas últimas dentro de classes. Este trabalho é a base para os nossos sistemas de classificação atuais. Embora novas famílias e *taxa* superiores como as ordens tenham sido adicionados, nada de fundamental realmente mudou.

Infelizmente, a palavra *natural* não apresenta um significado único; pelo contrário, tem sido muito utilizada por diversos autores para indicar uma coisa que está de acordo com as próprias idéias acerca da natureza ou sobre a construção de sistemas de classificação. Os sistematas do século XVIII tinham suas próprias idéias sobre a natureza, que eram bem diferentes das nossas (certamente não eram evolutivas), e as suas práticas da sistemática e da classificação são melhor compreendidas levando-se em conta o modo como eles interpretavam a natureza. Os sistematas do século XIX se basearam no trabalho dos seus predecessores. Embora eles em geral não indicassem claramente suas idéias e compreensão sobre a natureza, que estavam mudando, a forma que discutiam e retratavam as relações entre organismos não eram muito diferentes das praticadas no século anterior. Sob muitos aspectos, as práticas do século XIX persistiram até o século XX.

Alguns historiadores da classificação visualizam uma tendência a partir da utilização de sistemas analíticos de agrupamento muito comuns no século XVIII para uma série de procedimentos mais sintéticos no século XIX. Nos procedimentos analíticos de agrupamento, um ou alguns poucos caracteres são utilizados sucessivamente para definir grupos, assim os organismos são divididos em grupos cada vez menores. Como um todo, o processo se assemelha à utilização de uma chave analítica. Nos procedimentos sintéticos de agrupamento, muitos caracteres são utilizados e grupos são delimitados ("sintetizados") com o auxílio deles (Mayr 1982).

A diferenciação entre os dois tipos de procedimentos nem sempre é clara. Mesmo no século XX, alguns botânicos utilizavam sistemas analíticos (divisivos) baseados em um único caráter (p. ex., John Hutchinson, que dividia as dicotiledôneas em grupos herbáceos e lenhosos, um tipo de classificação que até Linneu descartou por considerá-la "obscena"; ver Hutchinson 1973). Por outro lado, a metodologia desenvolvida por Jussieu no final do século XVIII para reconhecer relações entre grupos é sintética.

ANDREAS CAESALPINUS
(1519-1603, italiano)

Espera-se que as classificações façam muito mais do que refletir a natureza. Espera-se também sejam (1) de fácil utilização, (2) estáveis, (3) de fácil memorização, (4) preditivas e (5) concisas, sendo que estes atributos desejáveis às vezes conflitam entre si. O primeiro a enunciar este conjunto de atributos desejáveis nas classificações foi Andreas Caesalpinus, em 1583 (ver Greene 1983, vol. 2: 815-817). Assim, o sistemata deve não apenas descrever a natureza (ou o que quer ela/ele entenda por natureza), mas também produzir um sistema que deve ser útil para uma comunidade de usuários, sendo que muitos destes não terão qualquer interesse nas idéias pessoais do sistemata acerca da natureza. Antes do século XX, grande parte destes usuários eram médicos, mas existia também um grande contingente (que incluía muitas mulheres) do que poderíamos chamar de "amadores". No final do século XVIII, a palavra *botânica* significava estudos de classificação, ao tempo que a *botânica filosófica* envolvia o que hoje denominamos fisiologia e áreas correlatas.

Durante o século XIX, os botânicos profissionais eram pessoas que construíam classificações, enumeravam os produtos naturais de um país e assim por diante; todos eram homens. Os botânicos amadores, por outro lado, identificaram plantas por um período surpreendentemente longo, utilizando o sistema Linneano (ver abaixo). Muitos destes amadores eram mulheres, e a botânica era muito popular

como disciplina ensinada às crianças. No final daquele século, na forma de disciplina baseada em laboratório, a botânica "nova" se tornou popular nas universidades. A botânica "velha" ou classificatória foi considerada arbitrária, envolvida apenas com a designação de nomes e mais um passatempo para crianças e mulheres do que uma ciência verdadeira (ver, por exemplo, Coulter 1895). A botânica sistemática depois foi reabilitada e seus usuários atuais incluem uma grande diversidade de biólogos; no entanto, em países anglo-saxões, ainda existe uso coloquial da palavra *botânica*, que reflete a visão do século XIX.

A estabilidade dos nomes taxonômicos tem sido um problema perene na botânica sistemática. Os sistematas têm preferido com freqüência deixar os nomes dos *taxa* sem modificações – mesmo nos casos em que tais nomes conflitavam com suas opiniões particulares sobre as relações entre diferentes gêneros e espécies – ao ponto de deixar seus leitores chateados (Stevens 1994, Capítulo 10; 1997a). Até George Bentahm e J. D. Hooker, os autores da enorme obra em três volumes, *Genera Plantarum* (1862-1883), delimitaram alguns *taxa* de modo a refletir usos e costumes. Ou seja, construíram alguns *taxa* que não eram naturais, mesmo na definição que eles seguiam desta palavra. Bentham chegou a ignorar a sua própria delimitação de alguns *taxa* quando da discussão da distribuição destes (Stevens 1997a). Neste livro, tentamos construir uma classificação que reflita o melhor possível as relações entre os *taxa*, e provavelmente muitos leitores desejarão que não tivéssemos feito tantas mudanças. Este é um ponto de vista tradicional! Desafortunadamente, o fato das relações serem estáveis não necessariamente quer dizer que os nomes Linneanos que utilizamos para designar os *taxa* também o sejam; discutiremos estes motivos posteriormente.

J. S. L. Gilmour (1940) propagou a idéia de que a melhor classificação é aquela que tem a maior utilidade geral. Esta idéia, no entanto, deixa em aberto a definição de *utilidade*. As necessidades de muitas pessoas que utilizam sistemas de classificação podem mudar muito ao longo dos anos, e necessidades diferentes podem ser conflitantes (Stevens 1998b); o que pode resultar em classificações conflitantes. Certamente as idéias de Gilmour aguçaram as tensões entre aqueles que desejavam classificações que refletissem a história evolutiva e aqueles sem qualquer interesse em relações filogenéticas.

Já em 1778, Lamarck tinha feito uma proposta para solucionar este problema: os caracteres utilizados na classificação formal não tinham de ser os mesmos utilizados na identificação. As chaves (ver Apêndice 2), cuja utilização Lamarck promoveu, uniram assim usuários em geral e especialistas. Caracteres de fácil visualização podem ser utilizados em chaves e estes não precisam ser os mesmos (e às vezes inconspícuos) caracteres utilizados para separar grupos em uma classificação formal. As chaves tornaram fácil a tarefa de dar nome correto a uma planta, ao mesmo tempo em que grupos de uma classificação não tinham, e ainda não têm, que ser facilmente reconhecíveis.

As classificações também foram afetadas pelo respeito a certas autoridades taxonômicas. Alguns grupos de plantas têm sido reconhecidos de longa data, por exemplo, Labiatae, Liliaceae, Cruciferae e Compositae. Muitos destes nomes não terminam em *-aceae*, como de convenção. Isto indica que estas famílias não estão baseadas em um gênero em particular e que seu nome antecede as classificações "científicas". O fato de tais grupos terem sido sempre reconhecidos é freqüentemente utilizado como evidência de que se trata de grupos "naturais". Se estes grupos foram aceitos por autoridades reconhecidas na disciplina, diz o argumento, então devem estar corretamente delimitados. Em geral, os sistematas têm relutado em modificar tais grupos, embora na nossa classificação, Labiatae, e particularmente Liliaceae, tenham uma delimitação muito diferente daquela de 15 anos atrás.

ASA GRAY
(1810-1888, americano)

Estes grupos paradigmáticos são geralmente óbvios na flora européia, um fato que reflete a origem européia da botânica sistemática. Não apenas esta disciplina se originou na Europa, mas também foi dominada por europeus durante séculos. Até Asa Gray (1810-1888), não houve botânicos norte-americanos que fossem considerados como iguais por seus pares europeus, e apenas com Charles Bessey (1845-1915) a botânica norte-americana se tornou completamente independente (Dupree 1959; Cuerrier et al. 1996). Em outras partes do mundo, especialmente localidades que foram colônias européias, o domínio europeu persistiu por mais tempo, o que foi especialmente evidente nas floras de países que foram escritas por botânicos europeus, com base em materiais depositados em instituições européias.

Entendendo as relações entre grupos

Mencionamos na seção anterior que os sistematas dos séculos XVIII e XIX viam a natureza de modos muito diferentes da nossa visão atual. Como podemos saber o que pensavam? As analogias que utilizavam quando descreviam relações que enxergavam na natureza e os diagramas que preparavam para explicar estes padrões são boas fontes de informação.

Embora para nós seja óbvio que as relações entre *taxa* possam ser ilustradas na forma de um diagrama em formato de árvore, a razão disso é que partilhamos um conjunto de premissas acerca de como os organismos se tornaram o que são. Assim, por meio deste livro, ilustramos as relações como se fossem árvores genealógicas, com os organismos atuais unidos através de ancestrais extintos (este tipo de diagrama é conhecido como **árvore de Steiner**).

Muitos dos nossos predecessores não partilhavam esta visão da natureza. Pense no mundo antes de Darwin e das idéias sobre a evolução. Como você poderia imaginar que as plantas estão relacionadas entre si? O que significava a palavra *relacionadas*? De fato, parece que muitos botânicos dos séculos XVIII e XIX pensavam nas relações entre as plantas como as relações entre os países ilustrados em uma mapa ou entre as estrelas em uma constelação; isto é, as relações eram reticuladas e até multidimensionais.

ANTOINE-LAURENT DE JUSSIEU
(1748-1836, francês)

Antoine-Laurent de Jussieu descreveu muitas das famílias cuja evolução tentamos desvendar. Seus gêneros e famílias foram interpretados ao longo de dois séculos como se fossem grupos mais ou menos distintos, mas não era assim que ele os enxergava. Para Jussieu, as relações na natureza eram um contínuo, sem um ponto claro de separação ou limite. Qualquer divisão neste contínuo era obra do homem, não da natureza. Jussieu enfatizou que os grupos estavam unidos entre si e que suas famílias naturais (por exemplo, Compositae) para ele eram justamente naturais porque eram exemplos desta natureza contínua. Não é de surpreender que os gêneros destas famílias fossem de difícil delimitação.

Tanto para Jussieu quanto para seu colega Lamarck, a hierarquia taxonômica era um conjunto de palavras, cada uma das quais se referia a uma parte de um contínuo e que, em conjunto, auxiliavam a memória para lembrar a totalidade. Surgiram complicações com as descrições dos grupos reconhecidos por Jusssieu. Estes grupos raramente eram caracterizados de modo integral pelos atributos que ele listou, e uma descrição de família com freqüência indicava apenas caracteres de alguns gêneros, e não da totalidade ou contínuo de variação nela contidos.

Um diagrama particularmente interessante desse período é o "mapa geográfico-genealógico" de P. D. Giseke, de 1792 (Figura 3.1). Neste diagrama, círculos de diversos tamanhos representam famílias e estão situados a diferentes distâncias entre si. Giseke teve dificuldades para explicar que as relações ilustradas não eram do tipo "avô-neto", mas do tipo "primo-primo" ou "cunhado-cunhado". Ele também procurou detectar se existiam famílias intermediárias entre as ilustradas e fez distinções entre os tipos de relações possíveis quando da complexa descrição bidimensional das relações entre grupos.

Muito mais tarde, o *Genera Plantarum* de Bentham e Hooker (1862-1883) refletiu os princípios enumerados pela primeira vez por Bentham em 1857. Bentham e Hooker pensavam que os grupos apresentavam relações reticuladas e que às vezes, ou freqüentemente, os limites entre grupos não estavam claros. Em geral, as suas idéias não eram muito diferentes daquelas de Giseke.

Através de grande parte do século XIX e até uma parte considerável do século XX, as relações botânicas foram ilus-

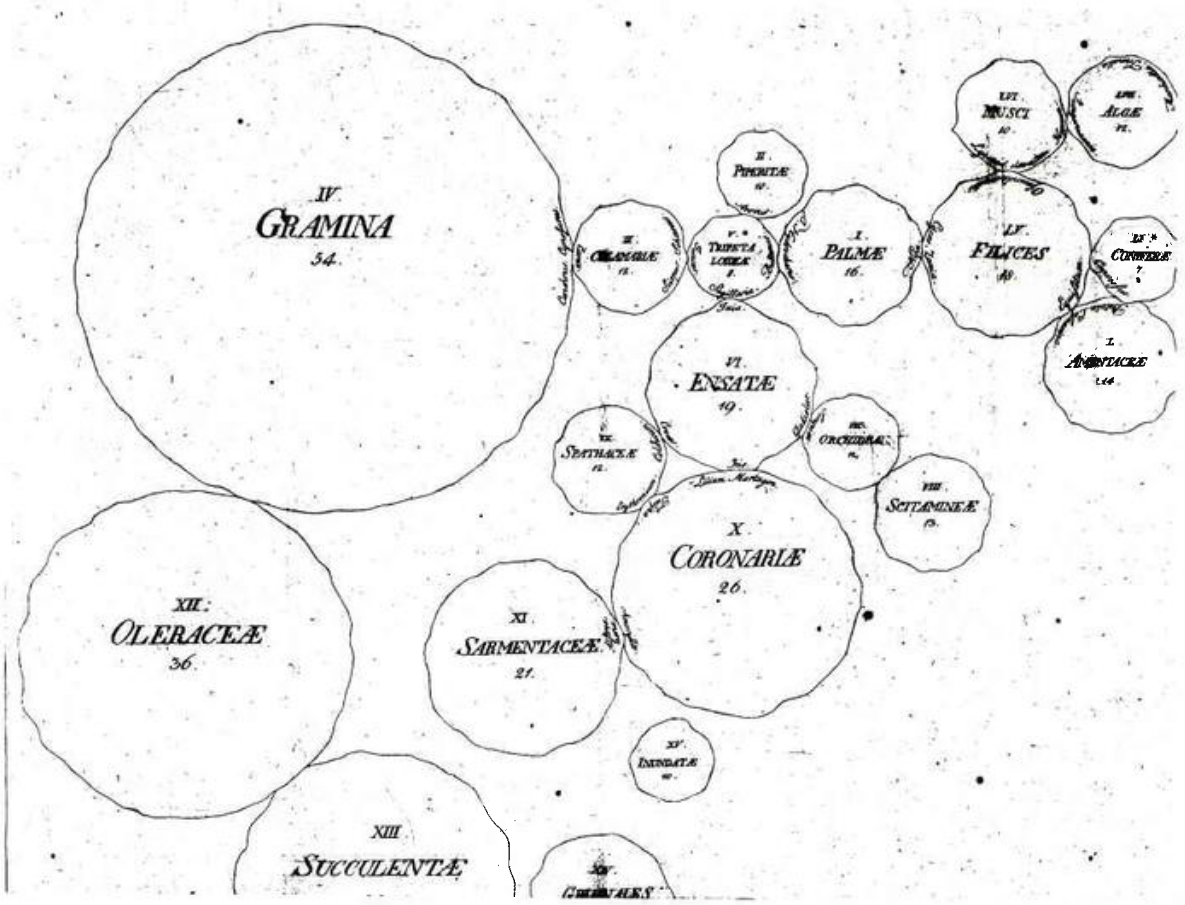
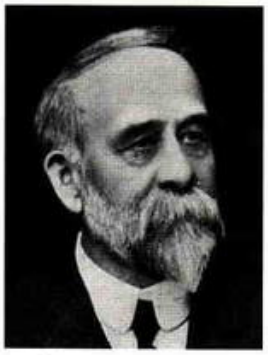


FIGURA 3.1 Uma parte do "mapa genealógico-geográfico" de Giseke (1792).

tradas como muito complexas e reticuladas. Mesmo quando se utilizavam diagramas para mostrar relações evolutivas, grupos atuais eram unidos diretamente com outros grupos atuais. (Estes diagramas eram conhecidos como **árvores de expansão mínima**). Tais diagramas implicam que grupos atuais são os ancestrais de outros grupos atuais, o que não faz sentido em termos de processos evolutivos.

Um ponto de vista mais evolucionista seria dizer que dois grupos atuais descendem de um único ancestral em comum extinto. No entanto, grupos atuais eram ligados entre si em parte porque muitos botânicos (desde a época de Johann Georg Forster, em 1786) não gostavam de falar em relações ancestral-descendentes. Isto era assim porque as relações ancestral-descendentes não podiam ser visualizadas diretamente, e, mais tarde, porque o registro fóssil era muito pobre, dificultando a detecção dos ancestrais. Existem alguns exemplos de árvores antigas incluindo ancestrais extintos, mas tal tipo de ilustração é incomum (para ilustrações, ver Lam 1936 e Voss 1952).



CHARLES EDWIN BESSEY
(1845-1915, americano)

Além de ilustrar a conexão simultânea entre grupos, estes complexos diagramas também tinham por objetivo ilustrar a "superioridade" ou "inferioridade" de determinados grupos. Isto pode ser observado no trabalho de Charles Edwin Bessey, uma grande figura da botânica dos Estados Unidos no final do século XIX. Ele produziu uma série de diagramas descrevendo relações e, no final da sua carreira, estes diagramas mostravam grupos atuais ligados diretamente entre si (Figura 3.2) (Cuerrier et al. 1996).

Bessey desenhou seus diagramas para ilustrar as principais tendências de avanço (e, às vezes, também reversões), e sua classificação deve ser interpretada como uma seqüência que em parte reflete estes diagramas. Resulta de interesse que Bessey, tentando fazer uma sistemática mais filosófica, rejeitou a ilustração mais freqüente da natureza, como um mapa. De fato, suas "árvores" isoladas são semelhantes com arquipélagos ou mapas, mesmo quando apresentam um eixo evidente. Eles são conceitualmente semelhantes às ilustrações da natureza que ele rejeitou, e apresentam semelhanças com conceitos de Linneu ou Jussieu. Embora Bessey fosse enfático em que a classificação deveria refletir a filogenia, a forma como ele produziu sua classificação tornou este objetivo de difícil obtenção.

ARTHUR CRONQUIST
(1919-1992, americano)

Outro dos principais sistemas de classificação foi o de Arthur Cronquist (1919-1992), e consiste também em árvores de expansão mínima que às vezes permitem até relações reticuladas entre grupos (Cronquist 1981; Figura 3.3). Estas árvores certamente são de difícil interpretação em termos filogenéticos. Certa falta de vontade para especificar conexões apenas históricas entre grupos é associada com uma tendência a enfatizar a evolução em paralelo, tendências em paralelo ou até idéias de **ortogênese** (evolução dirigida), como fica particularmente evidente nos primeiros trabalhos de Cronquist. Segundo sua argumentação, se dois grupos não estão diretamente relacionados, a ocorrência do mesmo caráter em ambos os grupos pode ser explicada por evolução independente.

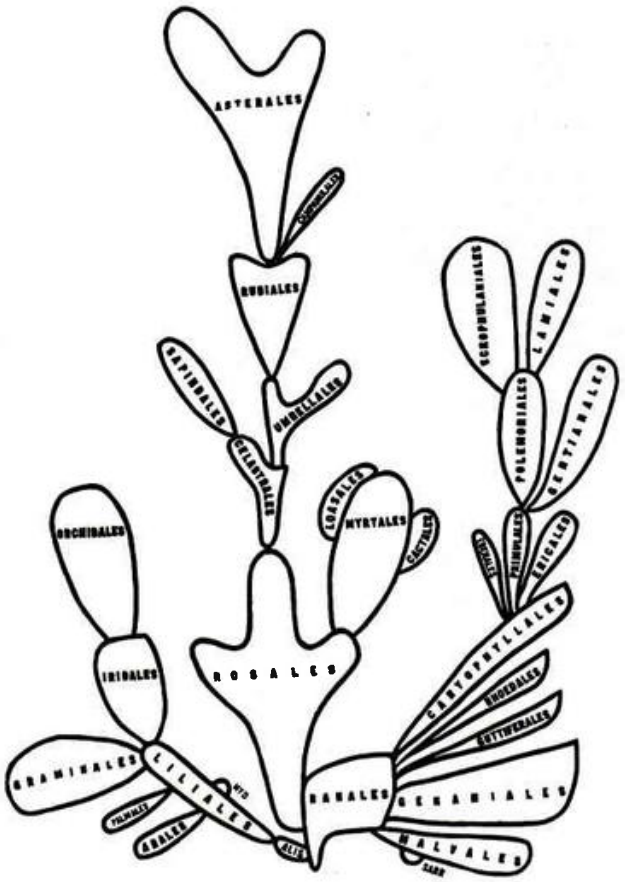


FIGURA 3.2 Uma das "árvores" isoladas de Charles Bessey. (Fonte: Bessey 1915.)

H. F. Wernham, em uma influente série de artigos (1911-1912), afirmou que as Sympetalae (bem como as monocotiledôneas, dicotiledôneas e até as angiospermas como um todo) eram polifiléticas. Ele acreditava que todos os caracteres importantes tinham evoluído paralelamente em linhagens próximas, porém independentes. De fato, sugestões acerca da ocorrência generalizada de paralelismos em padrões de inter-relações são muito freqüentes a partir do final do século XVIII. Ainda, alguns naturalistas do século XIX afirmaram existir paralelismos semelhantes dentro de grupos de plantas e animais. A existência desses paralelismos foi tomada como evidência de que o padrão "real" de inter-relações naturais tinha sido descoberto.

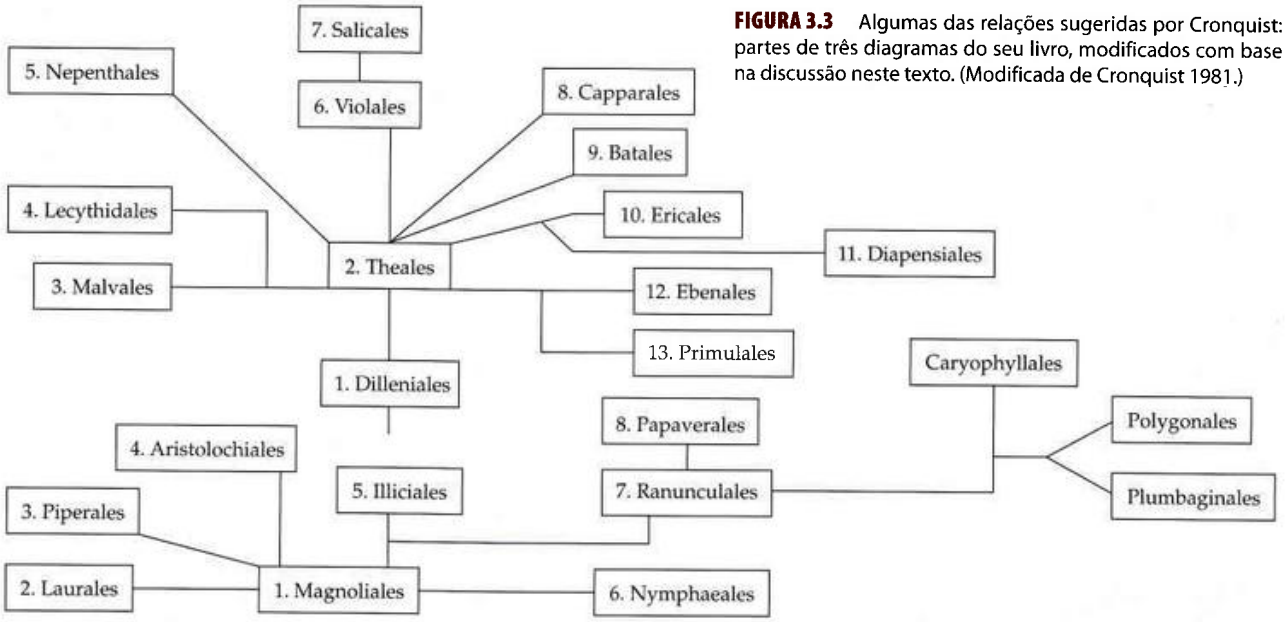


FIGURA 3.3 Algumas das relações sugeridas por Cronquist: partes de três diagramas do seu livro, modificados com base na discussão neste texto. (Modificada de Cronquist 1981.)

O nome de Rolf Dahlgren está hoje associado com a representação diagramática de uma secção transversal de uma árvore filogenética ("Dahlgrenogramas") (Figura 3.4). Os grupos estão representados por conjuntos de diferentes tamanhos, sendo que a relação entre eles é inferida (mas não claramente mostrada) pela forma em que os grupos estão desenhados. Estes diagramas têm sido muito utilizados para mostrar resultados sobre a variação de determinados caracteres, tais como a distribuição de iridóides ou de tipos de plastídios das células crivadas. Conceitualmente, os Dahlgrenogramas estão mais proximamente relacionados com os diagramas em forma de cacto de Bessey (ver Figura 3.2) ou com o "mapa geográfico-genealógico de Giseke" (ver Figura 3.1) do que com as filogenias utilizadas neste livro. Ainda, para alguns autores, o fato de tais diagramas não terem conotações evolutivas era uma virtude, pois permitiam pensar nas relações de um modo geral, sem ter de preocupar-se com a evolução (Heywood 1978). Note que, nesse contexto, o termo *relações* não podia significar *relações evolutivas* e, muito menos, *relações filogenéticas*. No entanto, como veremos a seguir, na década de 1970 existia uma clima de mudanças, e o próprio Dahlgren estava muito interessado em filogenia.

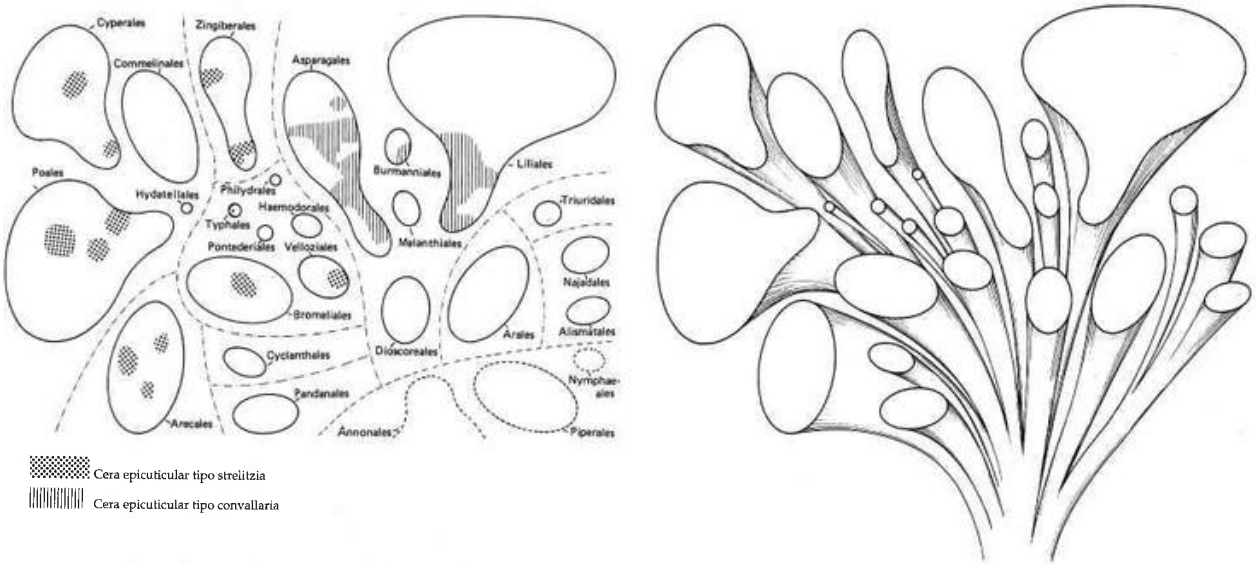


FIGURA 3.4 Um exemplo de "Dahlgrenograma", um diagrama que representa uma secção transversal de uma árvore filogenética. O diagrama à direita é a representação tridimensional do diagrama à esquerda. (Fonte: Dahlgren et al. 1985.)

Classificações e memória

O uso das classificações como auxiliar da memória era fundamental antes do advento da informática e em período em que os livros não eram tão comuns. Uma classificação precisava ter um número moderado de famílias que, por sua vez, tinham de ser divididas em subgrupos que não fossem muito grandes nem muito pequenos. Linneu enfatizou o valor de um sistema deste tipo e agrupou as menos de 10.000 espécies conhecidas até então em conjuntos de dez, que por sua vez, foram agrupados em quatro categorias hierárquicas.

Jussieu, cuja classificação refletia sua visão contínua da variação na natureza, reconheceu categorias que ele acreditava serem nem muito pequenas (pelo menos 2 integrantes) nem muito grandes (até 100 integrantes). Assim, ele rejeitou famílias monogenéricas e dividiu as Compositae – pensando que eram muito "naturais", mas originalmente possuíam mais de 100 gêneros – em três famílias.

De modo semelhante, antes que o *Genera Plantarum* fosse escrito, Bentham, Hooker e alguns de seus colegas, incluindo Asa Gray, tinham chegado a um consenso de que 200 seria o número limite de famílias que poderiam ser reconhecidas; de outro modo, seriam muitas para memorizar (201 foi o número final). Bentham e Hooker também concordavam que os *taxa* deveriam conter entre 2 e 6 – raramente até 12 – integrantes. No entanto, algumas das famílias que eles aceitavam tinham centenas de gêneros.

Bentham e Hooker reconciliaram suas intenções de ter números baixos e fixos de famílias relativamente grandes e a necessidade de ter *taxa* pequenos em todos os níveis hierárquicos por meio da criação de grupos formais ou informais, segundo as necessidades. Como resultado, todas as categorias supragenéricas do *Genera Plantarum* apresentam menos de 14 integrantes. Grupos pequenos deste tipo são especialmente úteis para o manejo e memorização da informação, e a ênfase em reconhecer gêneros e famílias grandes minimizou a quantidade de nomes a serem utilizados, evitando potenciais sobrecargas à memória (Stevens 1997a, 2002).

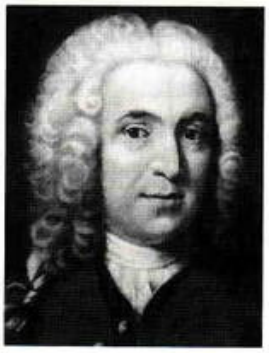
A formação das categorias hierárquicas superiores

A idéia de que praticamente todas as plantas pertencem a gêneros com duas ou mais espécies foi sugerida por Conrad Gessner mais ou menos na metade do século XVI (Morton 1981). No entanto, agrupamentos semelhantes de plantas (e animais) são evidentes nas classificações utilizadas por nativos de muitas regiões (Atran 1990; Berlin 1992). O reconhecimento destes agrupamentos é baseado na sua clareza, notoriedade e utilidade para o observador. Esta noção de notoriedade se fundamenta na semelhança ou diferença entre os integrantes de um grupo, na sua abundância e utilidade para os humanos. As unidades básicas nestas classificações costumam ser nomeadas com um binomial ou com um nome + um adjetivo.

Nos herbais ou outras fontes antigas de literatura botânica, as plantas são agrupadas de diversos modos (arranjos em ordem alfabética são comuns), embora com freqüência não esteja claro como estes grupos eram reconhecidos. Em 1694, Joseph Pitton de Tournefort forneceu diretrizes claras para descrever gêneros (ver Dughi 1957). Ele argumentou que caracteres genéricos deveriam ser reconhecíveis em todos os integrantes do gênero e deveriam ser visíveis sem o auxílio do microscópio. Quando possível, estes caracteres deveriam ser tomados das flores e dos frutos. Tournefort denominou os grupos baseados nestes caracteres de gêneros primários. No entanto, se estes gêneros fossem muito grandes, caracteres adicionais poderiam ser utilizados para definir gêneros menores (ver também Walters 1986 e as referências ali citadas). Tournefort chamou de gêneros secundários aqueles gêneros baseados em caracteres não-reprodutivos. Ele também sugeriu que seria importante manter o número total de gêneros em cerca de 600 (Stevens 1998a). Este número concorda com as classificações coloquiais que estavam em uso ao redor do mundo (ver Berlin 1992). De fato, a classificação de Tournefort apresenta muitos pontos em comum com as classificações coloquiais.

JOSEPH PITTON DE TOURNEFORT
(1656-1708, francês)

Carolus Linnaeus Linneu se focalizou nos gêneros, e suas descrições foram muito mais detalhadas que as de Tournefort. Linneu acreditava que gêneros e espécies eram entidades reais e que representavam hierarquias diferentes na organização da natureza, ao tempo que categorias superiores seriam produto da conveniência humana. Ele enfatizou que caracteres de flores e frutos deveriam ser utilizados para diferenciar gêneros e combinou a maioria dos gêneros primários e secundários de Tournefort. Utilizou caracteres vegetativos para distinguir espécies. No entanto, como o próprio Linneu observou "*Characterem non constituere genus, sed genus characterem*" (Linnaeus 1751: 119), o que quer dizer aproximadamente que os gêneros existem na natureza independentemente dos caracteres utilizados para identificá-los e, com certeza, de modo independente de qualquer aplicação rígida de caracteres "genéricos".



CAROLUS LINNAEUS
(1707-1778, sueco)

Estas e outras afirmações similares, junto com a forma, que Linneu descrevia e reconhecia os gêneros (p. ex., ele nem sempre mudou as descrições genéricas após a inclusão de novas espécies), fazem com que suas práticas às vezes nos pareçam desprovidas de diretrizes claras (Stafleu 1971; Stevens 2002). Como Tournefort, Linneu preferia os grupos pequenos em todos os níveis hierárquicos. Ainda, em tempos recentes, tornou-se comum a crença de que Linneu era uma

espécie de essencialista, uma pessoa que acreditava que os *taxa* apresentam certos tipos de caracteres fixos sem os quais eles não poderiam ser formalmente reconhecidos (novamente, uma interpretação inconsistente). No entanto, isto é, na melhor das hipóteses, uma grande simplificação (Winsor 2001; Stevens 2002).

Os gêneros atuais são construídos nas bases assentadas por Linneu. No entanto, muitos taxonomistas (pelo menos em teoria) toleram gêneros que sejam diferenciados por caracteres que não os de flores e frutos. Na prática, os caracteres reprodutivos têm sido a principal fonte de caracteres utilizados na diferenciação entre gêneros. No entanto, muitos botânicos importantes do século XIX não acreditavam que na natureza existisse uma hierarquia de gênero (ou família, por exemplo). Na metade do século XIX isto também se aplicava às espécies (Stevens 2002).

Na década de 1870 parecia até que a maioria dos gêneros já era conhecida, mas este estado de coisas iria mudar. Gêneros eram interpretados como grupos de espécies separados entre si por "lacunas" de tamanho apropriado (ver a seguir). Hall e Clements (1923: 6) apelaram por "estudos experimentais e estatísticos dos critérios em uso para delimitar gêneros", em um artigo cujo título indicava que tentavam esclarecer o modo como os sistematas detectavam as filogenias. Na verdade, o propósito deles era manter o *status quo*, a delimitação convencional (ampla) dos gêneros (e das espécies) devido à "importância do sistema e dos mecanismos da memória" (Hall e Clements 1923: 7). Além disso, eles não forneceram nenhuma nova forma de detectar filogenias.

A idéia da existência de famílias de plantas foi especificamente sugerida por Pierre Magnol em 1689 (ver Adanson 1763-1764, vol. 1: xxii-xxvii). Magnol utilizou caracteres obtidos de todas as partes das plantas, ou às vezes uma "*affinité sensible*" que não podia ser expressa em palavras. Ele não reconheceu todas as famílias que poderia, porque queria manter um número pequeno delas. Ao todo, reconheceu 76 famílias.

Linneu descreveu classes e ordens (= famílias) no seu sistema sexual. As plantas foram designadas em grupos principalmente com base no número e arranjo dos estames e secundariamente no número de estigmas e estiletes. Por exemplo, *Datura* e *Verbascum*, que apresentam dois carpelos e um único estilete, foram incluídos nas categorias Pentandria Monogyna.

Linneu também apresentou um método natural para agrupar gêneros em famílias naturais (em 1751 ele reconheceu 67, com um acréscimo importante de gêneros não inseridos em nenhuma delas). Linneu deu ênfase à necessidade de caracteres exclusivos para cada família e que deveriam ser encontrados em todos seus integrantes. Sem estes caracteres, o método natural seria "como um sino sem o badalo". Mesmo assim, Linneu foi incapaz de fornecer tais caracteres, até para as mais naturais das famílias, como Umbelliferae (Apiaceae).

Embora seu sistema sexual (largamente artificial) e seus gêneros naturais se baseassem principalmente em caracteres de flores e frutos, no que tange as famílias naturais, Linneu (1751: 117) sugeriu que "*Habitus occulte consulendus est*" – "O hábito deve ser consultado em secreto". Para Linneu, *hábito* compreendia todas as outras partes da planta que não flores e frutos, incluindo caracteres foliares, e que também poderiam ser utilizados para separar famílias. Ele notou que seu método natural era incompleto, visto que as plantas mostravam relações em diversas direções, como os territórios de um mapa, porque muitas plantas ainda não tinham sido descobertas e os hábitos das plantas eram pobremente conhecidos (Linnaeus 1751: 26-36, 137).

A necessidade, então, era de encontrar caracteres que indicassem as relações entre as categorias hierárquicas superiores. Entre 1763 e 1789, três autores tentaram fazer isto de modos diferentes, iniciando assim debates que se estenderiam pelos dois séculos seguintes. Por meio de exemplos, Michael Adanson (Adanson 1763-1764) mostrou que *cada característica das plantas varia dentro dos grupos naturais*. Assim, Adanson concluiu que nenhum caráter era essencial para definir um grupo e que estes só podiam ser definidos mediante combinações de caracteres. Assim, uma classificação só poderia ser produzida por meio da exaustiva comparação de todas as partes e propriedades das plantas.

MICHEL ADANSON
(1727-1806, francês)

Adanson não disse explicitamente como seria elaborada tal classificação, mas seu contemporâneo Marie Jean Antoine Nicolas Caritat de Condorcet (1743-1793), estabeleceu que a elaboração de uma classificação deveria envolver a mecanização do registro dos caracteres (uma tarefa nada fácil dois séculos antes dos computadores!). Outros naturalistas, possivelmente evitando ter de revisar todos os caracteres em cada planta, precisavam de diretrizes claras para decidir se alguns caracteres seriam mais importantes do que outros. Em 1778, Jean-Baptiste de Lamarck forneceu um esquema de pesagem numérica (o primeiro conhecido para a botânica), designando valores de semelhança para os caracteres, de acordo com a amplitude com que tais caracteres estavam distribuídos nas plantas (por exemplo, o quão comuns são os cálices). Ele não levou em conta apenas presença ou ausência, mas também a natureza do caráter.

JEAN-BAPTISTE-PIERRE-ANTOINE DE MONET DE LAMARCK
(1744-1829, francês)

Jussieu (1789) construiu "grupos" por meio de síntese, construindo sucessivamente espécies, gêneros e famílias. Esta síntese parece ter sido norteada por idéias de semelhança geral. Então ele mostrou como grupos de delimitação sucessivamente menor podiam ser caracterizados por atributos diferentes. Descreveu estes atributos como se eles fossem invariáveis no nível que caracterizavam e discordou profundamente com Adanson sobre a inexistência de caracteres invariáveis e essenciais.

AUGUSTIN-PYRAMUS DE CANDOLLE
(1778-1841, suiço)

Augustin-Pyramus de Candolle viu a própria subordinação de caracteres como o terceiro estágio na detecção de relações, após dois estágios, o inicial e o de comparação geral (Candolle 1813). Esta subordinação de caracteres era similar ao modo que Jussieu descreveu a distribuição dos atributos. (Candolle tendia a dar o mesmo peso aos mesmos caracteres, pelo menos em taxa relacionados.)

Note que a ênfase de Jussieu na síntese era compatível com a sua crença na inexistência de grupos claramente separados na natureza. Além disso, Jussieu acreditava que seriam descobertos grupos de plantas que preencheriam as lacunas aparentes entre os grupos. Candolle, por outro lado, tendia a dar ênfase à análise. Ele afirmava que existiam grupos distintos na natureza e que as descobertas botânicas não estavam preenchendo as lacunas morfológicas entre os grupos. Assim, ele procurou por atributos que caracterizassem os grupos taxonômicos.

Durante os séculos XIX e XX as diferenças fundamentais entre as concepções profundamente diferentes na natureza de Candolle e Jussieu praticamente nunca foram discutidas, e não foi desenvolvido nenhum contexto teórico para efetuar a pesagem dos caracteres. Quando ou como pesar os caracteres permaneceu um assunto não resolvido por um século e meio. Os argumentos entre partidários de Jussieu e de Adanson sobre a pesagem de caracteres se focalizavam mais em quais caracteres deveriam ser usados do que a maneira e a necessidade ou não de utilizar todos os caracteres.

Certo número de sistematas, especialmente franceses e alemães, adotou o conceito de **tipos**. Estes poderiam representar vários conceitos, desde os atributos morfológicos mais freqüentes em um grupo, até uma flor "perfeita" – denominação que podia ser aplicada a uma flor de simetria radial ou a uma mutação pelórica em uma flor originalmente bilateral, ou a uma flor hermafrodita em um grupo monóico ou dióico. [A primeira descrição de mutação *pelórica* foi feita por Linneu, que ficou tão excitado com a descoberta que inicialmente tentou descrever como gênero novo, "*Peloria*", uma mutação do gênero *Linaria* (Plantaginaceae), com cinco nectários ou esporões, ao invés de um.]

O conceito de tipo poderia fornecer uma ferramenta para compreender a diversidade de formas em um grupo e para relacionar grupos entre si. De alguma maneira, eles eram uma alternativa aos sistemas convencionais de pesagem. No entanto, apesar de amplamente aceito, o pensamento tipologista nunca se tornou sistematizado. Não apenas a palavra *tipo* refletia uma ampla variedade de conceitos diferentes, mas também alguns pesquisadores (especialmente os anglofalantes) começaram a associar este conceito com especulação. A noção de essências (i. e., caracteres essenciais) e tipos são freqüentemente associadas.

A aceitação da evolução não inspirou novas formas de detectar relações entre grupos. Para Charles Darwin (1809-1882), uma genealogia perfeita poderia ser estabelecida apenas com o auxílio de fósseis; todos os seres vivos estariam ligados em uma série na qual os indivíduos difeririam entre si de modo gradual e imperceptível. Paradoxalmente, se o registro fóssil fosse perfeito, a classificação seria impossível, pois para Darwin a classificação deve basear-se em diferenças. Além disso, Darwin não forneceu diretrizes sobre como inserir os *taxa* em categorias hierárquicas diferentes. Inclusive, enfatizou que as categorias eram arbitrárias. No entanto, ele descreveu relações subordinando grupos a outros grupos (Figura 3.5). Sistematas como George Bentham entenderam disso que – em um contexto evolutivo – a única diferença entre *taxa* ocupando categorias superiores ou inferiores em uma hierarquia era uma questão de grau (Bentham 1875). Os *taxa* podiam ser diferentes, mas as categorias que os contivessem não seriam fundamentalmente diferentes; nem as categorias nem os *taxa* individuais eram providos de uma essência intrínseca. Estas idéias apenas permitiram estabelecer em que nível taxonômico situar um determinado grupo, exceto nos casos em que já existia uso ou tradição estabelecida.

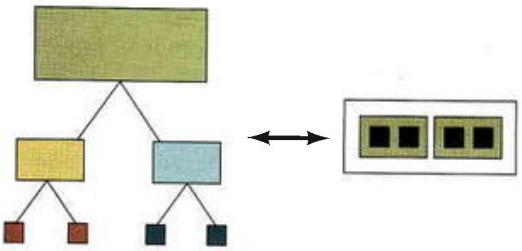


FIGURA 3.5. Embora o trabalho de Darwin não oferecesse diretrizes sobre como subordinar categorias, ele entendia que alguns grupos eram subordinados a outros.

GEORGE BENTHAM
(1800-1884, britânico)

Até a primeira metade do século XX, os sistematas continuaram delimitando grupos de modo muito semelhante ao que fizeram no século XIX, embora conhecessem muito mais sobre a morfologia e anatomia das plantas. Assim, muitos dos trabalhos descritivos efetuados entre 1840 e 1920 permanecem com grande valor. Nesta linha de trabalho, enquadram-se os estudos de desenvolvimento floral de Jean-Baptiste Payer e os estudos de anatomia das raízes efetuados por Philippe van Tieghem e Henri Douliot. Embora existisse um consenso de que semelhanças anatômicas e morfológicas deviam ser indicadoras de afinidades filogenéticas, tal consenso não existia na hora de decidir quais caracteres específicos indicavam ou não tais relações. Os sistematas às vezes têm tentado separar caracteres adaptativos e, portanto, menos importantes para estabelecer relações, e aqueles não-adaptativos e, portanto, mais valiosos para estabelecer relações.

Grupos eram geralmente circunscritos levando em conta lacunas morfológicas, mas não existia um consenso sobre quão grande devia ser esta lacuna para atribuir uma determinada categoria a um grupo.

Em geral, o tamanho destas lacunas tem sido inversamente proporcional ao tamanho dos grupos envolvidos (Davis e Heywood 1963). No entanto, por cerca de 170 anos, os pesquisadores reconheceram que os critérios geralmente utilizados para avaliar relações hierárquicas e de afinidade têm sido inconsistentes. Assim, por exemplo, com freqüência as famílias de Malvales têm sido consideradas equivalentes às tribos de Rosaceae. Não é surpreendente que a questão de quão restrita ou amplamente os grupos devem ser delimitados permanece sem solução.

John Gilmour (1940; ver também Winsor 1995, 2000) reacendeu a discussão sobre a delimitação dos grupos taxonômicos quando ele percebeu que o raciocínio era circular: caracteres importantes para estabelecer relações evolutivas eram aqueles utilizados na delimitação de grupos e vice-versa. Ele sugeriu que os grupos nas classificações naturais eram simplesmente aqueles conjuntos de organismos com muitos caracteres em comum. Nesta delimitação, os grupos eram úteis para uma grande variedade de propósitos e constituíam classificações de utilidade geral. Em contraste, classificações evolutivas por definição tinham propósitos definidos e não eram de utilidade geral. Gilmour acreditava que os atributos (caracteres) das plantas eram dados palpáveis e reais. As classificações funcionavam como "clipes", mantendo estes dados juntos. Assim, de acordo com os princípios de classificação utilizados, os "clipes" utilizados e os grupos reconhecidos seriam diferentes.

JOHN SCOTT LENNOX GILMOUR
(1906-1986, britânico)

Aquilo que se tornou conhecido como fenética ou taxonomia numérica deve muito às idéias de Gilmour. Os feneticistas produziram classificações com base na semelhança geral dos organismos, esperando obter delimitações mais objetivas, estáveis e repetíveis (Sokal e Sneath 1963; para mais detalhes neste tópico, ver Capítulo 2 e Vernon 1988). Curiosamente, Gilmour não simpatizava com o uso de computadores encorajado pela fenética. Logo ficou evidente que a premissa de que os caracteres constituíam fatos observáveis era uma extrema simplificação; aquilo que parecia ser caracter básico podia ser subdividido. Além disso, diferentes algoritmos produziam diferentes fenogramas (ver Capítulo 2) e podiam originar classificações diferentes, mas não estava claro o porquê de um algoritmo ser preferido em relação a outro.

Tanto na teoria quanto na prática, a fenética teve pouco impacto na sistemática de categorias superiores na América do Norte. Teve mais influência no Reino Unido, onde talvez os botânicos eram particularmente reticentes àquilo que enxergavam como especulações evolutivas (Vernon 1993; Winsor 1995) e onde tem sido afirmado que os bons sistematas eram seguidores das idéias de Gilmour.

Em geral, tem sido aceito que gêneros e, especialmente, famílias são menos "naturais" do que as espécies. O que realmente significam estas comparações não está claro, porque nunca houve um consenso entre os sistematas sobre o significado da palavra *natural*. É o gênero uma categoria de existência real na natureza, ou são os gêneros grupos discretos, ou estão os integrantes de um gênero mais relacionados entre si do que com os integrantes de outro gênero?

Em todos os casos, nunca houve consenso. Linneu afirmou que gêneros e espécies eram igualmente naturais. A. L. de Candolle pensava que os gêneros eram mais naturais do que as espécies, porque podiam ser reconhecidos por leigos (idéias similares foram expressas por H. H. Barlett). Em um artigo muito citado, Edgar Anderson (1940) apresentou uma pesquisa efetuada entre sistematas inferindo se os gêneros eram mais naturais do que as espécies. Alguns sistematas que produziram monografias sobre gêneros se inclinavam a pensar que os gêneros eram mais naturais que as espécies, apesar das numerosas expressões ao contrário. Este é o caso de alguns biogeógrafos, tais como Ronald Good, e não devemos esquecer que o gênero era a unidade básica de grande parte do trabalho biogeográfico que vinha sendo desenvolvido em relação a padrões globais de diversidade e inter-relações.

No início do século XIX, Charles-François Brisseau de Mirbel (1776-1854) sugeriu que existiam dois tipos principais de gêneros e famílias. Enquanto *familles em groupes* ("famílias em grupos") eram muito naturais e claramente circunscritas, *familles par enchaînement* ("famílias concatenadas") eram menos naturais e com delimitação menos clara. Todos os gêneros do primeiro tipo de família tendiam a estar unidos por um ou mais caracteres, mas com freqüência eram de difícil separação entre si. No segundo tipo de família, os gêneros estavam concatenados entre si através de uma cadeia ou conjunto de semelhanças; estes gêneros eram facilmente separados, mesmo quando a família que os continha não o era. Distinções semelhantes entre famílias definíveis e não-definíveis têm persistido (Davis e Heywood 1963: 107). Resulta curioso que algumas famílias aparentemente "indefiníveis" (como Rosaceae e Ranunculaceae) são monofiléticas, enquanto famílias "definíveis", tais como Lamiaceae e Liliaceae, são polifiléticas na sua delimitação tradicional.

Hoje em dia, a maioria dos taxonomistas aceita que precisam das filogenias. Antes da sua precoce morte em um acidente de carro em 1989, Dahlgren tinha começado a trabalhar em relações filogenéticas de acordo com princípios mais claros. Tais princípios (especialmente o uso de sinapomorfias para diagnosticar grupos monofiléticos) foram explicitados por Willi Hennig (Hennig 1950, 1966) e Warren H. "Herb" Wagner (Wagner 1969, 1980) e são explicados no Capítulo 2. Estes princípios fornecem critérios para decidir quais caracteres em particular indicam relações filogenéticas.

EMIL HANS WILLI HENNIG
(1913-1976, alemão)

Por quase um quarto de século, os seguidores e estudantes de Wagner produziram árvores utilizando a assim chamada parcimônia de Wagner, embora muitos destes estudos envolvessem poucos *taxa*. No final da década de 1970, artigos de Bremer, Wanntorp e outros autores popularizaram estudos morfológicos baseados em princípios de Hennig. Uma década mais tarde, artigos de Bremer (1987) e Jansen e Palmer (1987) indicavam que tanto caracteres morfológicos quanto moleculares sugeriam a ocorrência de inesperadas e instigantes relações dentro da família Asteraceae. Seria pela combinação de grande quantidade de caracteres morfológicos e moleculares e pela utilização de metodologias inspiradas em Hennig, Sokal e Sneath que as idéias dos sistematas sobre as relações em níveis hierárquicos superiores entre as plantas e sobre metodologias de trabalho viriam a ser modificadas (Stevens 2000a).

O estilo do trabalho dos sistematas também mudou. Em estudos filogenéticos, pelos menos, a palavra de ordem é colaboração. Os sistemas não têm mais "dono", como as antigas expressões "Sistema de Cronquist" e "Sistema de Engler" sugerem. A colaboração é freqüente na produção e análise dos dados, bem como na sugestão de possíveis interpretações ou propostas de classificação (Angiosperm Phylogeny Group 1998, 2003; Grass Phylogeny Working Group 2001, ver também Endersby 2001).

Os argumentos atuais da sistemática se focalizam no uso de determinados métodos estatísticos para avaliar a sustentação de hipóteses filogenéticas e no uso apropriado de modelos evolutivos, tais como a máxima verossimilhança e a metodologia Bayesiana. Curiosamente, poucos progressos têm sido feitos na compreensão das relações entre morfologia e hipóteses filogenéticas (Stevens 2000b). Fora de estudos estritamente paleobotânicos, análises envolvendo exclusivamente caracteres morfológicos são raras e questões como, por exemplo, se é necessário incorporar fósseis para entender os padrões de relações entre *taxa* atuais continuam em aberto.

Existem ainda discrepâncias sobre as filogenias e as classificações que se baseiam nelas. Alguns sistematas acreditam que o elemento chave nas classificações deveria ser a semelhança ou diferença entre os grupos; outros acreditam que as classificações deveriam ser estritamente filogenéticas, isto é, que todos os grupos deveriam ser monofiléticos, sejam quais forem o critérios adicionais utilizados para delimitar estes *taxa*. Este último enfoque é o adotado neste livro (ver Capítulo 2). Este posicionamento é independente de argumentos a favor ou contrários ao PhyloCode. Neste contexto, devemos ressaltar que há poucas evidências para alguns dos argumentos históricos que temos enunciado e que, neste ponto, a questão histórica se tornou irrelevante para os argumentos que interessam na discussão (Stevens 2006).

Finalmente, devemos falar sobre o peso de determinados caracteres na detecção de relações. Conjuntos inteiros de caracteres tidos como importantes surgem e ficam fora de uso ao longo dos anos. Assim, em 1883, Ludwig Radlkofer proclamou que o século XX seria o século da utilização da anatomia na sistemática. Em 1924, Hermann Ziegenspeck produziu o "Königsberger Stammbaum", uma árvore contendo as relações serológicas de todas as plantas (com os fósseis incluídos nos locais julgados apropriados). Caracteres anatômicos têm sido e permanecem sendo uma importante fonte de dados, mas estudos anatômicos generalizados como os de Radlkofer ficaram em desuso bem antes do final do "século do método anatômico". A metodologia serológica simplesmente nunca deslanchou. Caracteres fitoquímicos, número cromossômico e tipo de plastídios dos tubos crivados já tiveram seus momentos de glória; inclusive o último tipo de caráter se tornou particularmente importante na delimitação de categorias superiores. Por outra parte, estudos ontogenéticos nunca foram populares na sistemática, apesar do destacável trabalho de Payer na metade do século XIX. Estes estudos foram rejeitados por alguns sistematas, como D. Hooker, mas foram muito citados em estudos comparativos sobre o desenvolvimento, que estão se tornando muito importantes na sistemática atual.

Como se tornou evidente que classificações baseadas em um único caráter eram suspeitas, e como era e é difícil analisar e integrar mentalmente todos os dados disponíveis, os botânicos, na prática, limitaram-se a efetuar estudos extensivos que demonstrassem a variação de caracteres individuais. Ainda, apesar das afirmações de que as classificações deviam sintetizar todos os dados disponíveis (Lawrence 1951; Constance 1964), antes do advento da informática e dos computadores não existia uma forma de analisar as enormes quantidades de dados acumulados pelos sistematas. (Apesar disso, a amostragem de caracteres sistemáticos tem sido freqüentemente inadequada). De qualquer modo, no trabalho de alguns sistematas, tais como Cronquist e L. Stebbins, estava claro que determinados caracteres isolados deveriam ser muito importantes. Assim, Stebbins (1974) se sentia inclinado a ver uma relação direta entre *Paeonia* (Saxifragales, Paeoniaceae) e as gimnospermas, porque ambos os grupos apresentam embrião com um estágio nuclear livre.

Tem existido uma certa tensão entre floras, com ênfase geográfica e com foco claro em caracteres que auxiliam na identificação dos *taxa* (ver Frodin 2000 e o Apêndice 2), e monografias que se focalizam nos *taxa*, independentemente da sua localização, e que geralmente discutem caracteres indicativos de relações filogenéticas, sejam eles úteis na identificação ou não. As grandes floras ainda levam mais de 50 anos para serem completadas e são similares em seus objetivos (e nos prazos em que estes são atingidos) com as floras coloniais promovidas pelos diretores do Royal Botanic Gardens, em Kew, Inglaterra, durante a última parte do século XIX. Estas floras são acessíveis a uma grande variedade de pesquisadores e têm auxiliado na estabilização de muitos nomes científicos, embora se dê pouca ênfase em como os colaboradores destas floras chegaram às conclusões taxonômicas nelas expostas (Stevens 1997a).

As classificações ao longo dos anos

Resulta praticamente impossível fazer mais do que mencionar algumas poucas das principais idéias sobre as relações entre as plantas antes do advento da metodologia filogenética (ver Lawrence 1951, para um resumo dessas idéias). Algumas das diferenças entre o que hoje conhecemos como monocotiledôneas e dicotiledôneas já eram evidentes para Theophrastus, 300 anos a.C., mas John Ray (1627-1705) foi o primeiro a fazer uma distinção clara entre os dois grupos, mesmo subordinando-os a sua divisão fundamental das plantas em árvores e ervas. O número de cotilédones era o caráter principal utilizado por Jussieu em 1789 para separar os grupos de plantas, e esta importância foi quase sempre mantida em classificações vindouras.

Jussieu situou as monocotiledôneas antes das dicotiledôneas por considerá-las mais simples (pareciam carecer de corola e apresentavam um único cotilédone). No início das dicotiledôneas, ele colocou famílias como Aristolochiaceae e muitas Caryophyllales (a nomenclatura que ele utilizou foi atualizada); ele pensava que estes grupos careciam de corola (pétalas) e, assim, eram os grupos mais simples em uma série de complexidade crescente.

Muitas plantas com amentos apresentam flores de sexos separados, com freqüência em indivíduos diferentes. Para os critérios de Jussieu, tais plantas eram as mais complexas e ele as situou próximo do final das dicotiledôneas, e, assim, no final da sua seqüência. Ele situou as coníferas (mas não as Cycadales, que ele considerava parte das samambaias) no final da seqüência, possivelmente porque alguns gêneros apresentam muitos cotilédones, o que os tornaria, nas idéias de Jussieu, mais complexos. A natureza das gimnospermas foi demonstrada por Robert Brown em 1826, mas elas não foram separadas das angiospermas até o final do século XIX.

Dois dos principais sistemas subseqüentes estão associados com os nomes de A.-P. de Candolle e Adolf Engler, lembrando que sempre houve uma grande quantidade de sistemas alternativos: no século XX, Lam, Melville, Meeuse e Hayata, para citar alguns, propuseram sistemas às vezes muito diferentes.

Candolle (1813) começou seu sistema – que, ele disse, não devia ser considerado linear – com as Ranunculaceae pela razão de que organismos bem conhecidos deviam ser colocados em primeiro lugar. Plantas mais simples tendiam a ser menos conhecidas; Ranunculaceae, segundo ele, apresentava as flores mais complexas e era bem conhecida. A série de Candolle seguia a seguinte seqüência: (1) Thalamiflorae (ovário súpero, sépalas e pétalas livres), (2) Calyciflorae (flores providas de hipanto, sépalas e pétalas livres), (3) Corolliflorae (flores simpétalas) e (4) Monochlamydeae (um único verticilo periântico) (ver Capítulo 4 para uma discussão sobre estes termos florais). As dicotiledôneas precediam as monocotiledôneas, e as gimnospermas (não indicadas como tais) ficavam entre o final das dicotiledôneas e o início das monocotiledônas.

Embora Bentham e Hooker em geral seguissem a seqüência de Candolle, a sua classificação delimitava os *taxa* de um modo substancialmente diferente e assim sugeria relações diferentes. Além disso, eles indicaram que adotaram a seqüência Thalamiflorae-Gamopetalae-Monochlamydeae apenas por conveniência, que provavelmente muitas Monochlamydeae estavam mais relacionadas com as Polypetalae (i.e., plantas com pétalas livres) e que não estavam muito satisfeitos com as Gamopetalae. As suas gimnospermas eram o quarto grupo das dicotiledôneas, situado antes das monocotiledôneas.

O sistema de Engler é basicamente uma modificação do sistema de Adrien de Jussieu, que, como seu pai, Antoine-Laurent, adotou a seqüência de um estágio mais simples para um mais complexo (Jussieu 1843). No entanto, ele acreditava que monocotiledôneas e dicotiledôneas deviam ser consideradas em paralelo, e não em séries. Assim, suas dicotiledôneas começavam com plantas muito simples, e não com as plantas que Antoine-Laurent considerava próximas das monocotiledôneas. Dentro das dicotiledôneas, Adrien separou os grupos dióicos em angiospermas e gimnospermas, e as Amentiferae (plantas com flores reduzidas, em amentos e com polinização anemófila) foram situadas bem no início das angiospermas. Os três principais grupos restantes de dicotiledôneas seguiam esta seqüência morfológica: (1) apetalia (pétalas ausentes), (2) polipetalia (pétalas livres) e (3) monopetalia (pétalas fusionadas).

Engler excluiu as gimnospermas das angiospermas e dividiu as dicotiledôneas em Archichlamydeae e Sympetalae. As angiospermas começavam com grupos como as Chloranthaceae e Piperaceae antes das Amentiferae e das polipétalas. Este arranjo básico permaneceu intocado em edições subseqüentes (Engler 1964), embora as Piperaceae tenham sido deslocadas. Existe um debate sobre se realmente Engler acreditava que as Amentiferae fossem primitivas, mas alguns dos que utilizaram o sistema de Engler (ou seus precursores) certamente aceitavam esta idéia.

HEINRICH GUSTAV ADOLF ENGLER
(1844-1930, alemão)

O sistema de Bessey combina atributos dos sistemas de Candolle e Engler na forma de arranjar os *taxa* (Bessey 1915). Bessey elaborou uma série de diretrizes – conhecidas coletivamente com o nome de *dicta* de Bessey – para a elaboração de filogenias. Muitas destas diretrizes são tendências evolutivas específicas e a identificação de tais tendências se tornou um dos componentes principais do pensamento evolutivo. Sistemas recentes, cujos exemplos mais notáveis talvez sejam os de Dahlgren (1983; Dahlgren et al. 1985), Thorne (1999, 2000), Takhtajan (1997) e Cronquist (1981), são em grande parte variantes de idéias de Engler e Bessey combinadas (Cuerrier et al. 1996), embora Thorne e mais particularmente Dahlgren (como antes comentado) prestassem mais atenção em princípios filogenéticos.

Apesar desta diversidade de enfoques, no início da década de 1980 parecia estar surgindo um consenso de idéias sobre as relações entre grupos (Stevens 1986), e, na América do Norte, o sistema de Cronquist era muito utilizado. Este sistema é bem documentado e incorpora informações sobre química e anatomia. O sistema inicia com algumas das famílias que são ainda consideradas linhagens de angiospermas "basais", mas que hoje são incluídas em grupos com circunscrições diferentes. No sistema de Cronquist, grupos como

Rosidae, Dilleniidae e Liliidae apresentam poucos pontos em comum com os grupos que aceitamos neste livro.

Na verdade, o consenso antes mencionado ignorou aqueles que ainda seguiam as idéias de Engler e não sobreviveu aos efeitos da teoria cladística (ver Capítulo 2) e ao advento dos estudos moleculares e morfológicos que se utilizam desta teoria (ver Capítulos 8 e 9). Estas mudanças resultaram da aparição de objetivos claros, grandes quantidades de informações provindas de novas fontes e novas metodologias de análise. Estes avanços permitem que os sistematas comparem estudos, avaliem hipóteses filogenéticas alternativas e se focalizem nos *taxa* que são fundamentais para entender tais relações.

A atitude dos sistematas está mudando, e não mais descrevemos as relações na natureza, mas propomos hipóteses filogenéticas. As classificações são a obra do ser humano, não da natureza. Somos nós que decidimos sobre quais grupos desejamos falar.

Embora muitos aspectos importantes das filogenias não estejam claros – por exemplo, a relação das monocotiledôneas com as demais angiospermas – um novo arranjo com novas delimitações gerais é evidente (Angiosperm Phylogeny Group 1998, 2003; Chase 2004; Judd e Olmstead 2004; Soltis e Soltis 2004) e isto se reflete nas relações discutidas nos Capítulos 8 e 9 deste livro, bem como na seqüência que neles seguimos. Ainda, com exceção de cerca de dez casos, a maior parte deles não inesperados, como Saxifragaceae, Scrophulariaceae, Liliaceae e Loganiaceae, os limites familiares têm mudado pouco. São os clados mais abrangentes os que apresentam as mudanças mais drásticas. Contudo, a natureza insatisfatória da delimitação tradicional destes grupos já era óbvia para autores como Davis e Heywood. Ao longo da próxima década, esperamos ver mudanças substanciais na delimitação de clados de nível inferior, tais como os gêneros.

BIBLIOGRAFIA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

Itens indicados com asterisco são especialmente recomendados para aqueles leitores interessados em informações adicionais sobre os tópicos discutidos neste capítulo.

Adanson, M. 1763-1764. *Familles dês plantes, 2* vols.Vincent, Paris.

Allen, D. E. 1976. *The naturalist in* Britam: *A social history.* A. Lane, London.

Anderson, E. 1940. The concept of the genus. II. A survey of modem opinion. *Buli. Torrey Bot. Club 67:* 363-369.

Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 531-553.

Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An updte of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. Bot. J. *Linnean Soe.* 141: 399-436.

*Atran, S. 1990. *Cognitive foundations of natural history.* Cambridge University Press, Cambridge. [Uma desafiadora reinterpretação das primeiras classificações.]

Bentham, G. 1857. Memorandum on the principies of generic nomenclature in botany as referred to in the previous paper. J. *Proc. Linnean Soe., Bot.* 2: 30-33.

Bentham, G. 1875. On the recent progress and present state of systematic botany. *Rep. Br. Assn. Adv. Sei.* (1874): 27-54.

Bentham, G. and J. D. Hooker. 1862-1883. *Genera plantarum.* 3 vols. Reeve & Co., London.

*Berlin, B. 1992. *Ethnobiological classification: Principies of categorization of plants and animais in tradítional societies.* Princeton University Press, Princeton, NJ. [Um resumo excelente.]

Bessey, C. E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2: 109-164.

Bremer, K. 1987. Tribal interrelationships of Asteraceae. *Cladistics 1:* 210-253.

Brown, R. 1826. Character and description of *Kingia* ... with observations ... on the female flower of Cycadaceae and Coniferae. In *Narrative of a survey of the intertropical coasts of Western Austrália* ... , P. P. King (ed.), vol. 2, 538-565. Murray London.

Candolle, A.-P. de. 1813. *Théorie élémentaire de Ia botanique.* Déterville, Paris.

Chase, M. W. 2004. Monocot relationships: An overview. *Am. J. Bot.* 91: 1645-1655.

*Constance, L. 1964. Systematic botany-An unending synthesis. *Taxon* 13: 257-273. [Uma clara enunciação das metas da sistemática evolutiva]

*Coulter, J. M. 1895. *The botanícal outlook.* Lincoln, Nebraska.

Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia University Press, New York.

*Cuerrier, A., R. Kiger and P. F. Stevens. 1996. Charles Bessey, evolution, classification, and the New Botany. *Huntia 9:*179-213. [Um estudo do trabalho de um dos sistematas americanos mais influentes do início do século XX.]

Dahlgren, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *NordicJ. Bot.* 3: 119-149.

Dahlgren, R., H. T. Clifford and P. F. Yeo. 1985. *The families of monocotyledons.* Springer, Berlin.

Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection.* Reprinted in *On the origin of species: a facsimile of the first edition,* E. Mayr (ed.). 1964. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Davis, P. H. and V. H. Heywood. 1963. *Principies of angiosperm taxonomy.* Edinburgh University Press, Edinburgh.

de Queiroz, K. 1988. Systematics and the Darwinian revolution. *Philos. Sei.* 55: 238-259.

Dughi, R. 1957. Tournefort dans l'histoire de Ia botanique. In *Toumefort,* R. Heim (ed.), 131-185. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Dupree, H. 1959. *Asa Gray 1810-1888.* Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.

Endersby, J. 2001. "The realm of hard evidence": Novelty, persuasion and collaboration in botanical cladistics. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sei.* 32: 343-360.

Engler, A. 1964. *Syllabus der Pflanzenfamilien,* H. Melchior (ed.), 12th ed., vol. 2. Borntraeger, Berlin.

Frodin, D. G. 2001. *Guide to standard floras of the world,* 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

*Gilmour, J. S. L. 1940. Taxonomy and philosophy. In *The nexo systematics,* J. Huxley (ed.), 461-474. Oxford University Press, Oxford. [Uma reinterpretação dos princípios de classificação que ainda é uma leitura útil.]

Giseke, P. D. 1792. *Praelectiones in ordines naturales plantarum.* Hoffmann, Hamburg, Germany.

Grass Phylogeny Working Group. 2001. Phylogeny and subfamilies of the grasses (Poaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 373-457.

*Greene, E. L. 1983. *Landmarks ofbotanical history,* 2 vols., F. N. Egerton (ed.). Stanford University Press, Stanford, CA. [Escrito quase 100 anos atrás, mas publicado pela metade apenas em 1981 (cuidadosamente editado). Este trabalho trata da botânica até o século XVI, embora autores até o período de Tournefort sejam também incluídos.]

Hall, H. M. and R E. Clements. 1923. *The phylogenetic method in taxonomy. The North American species of Artemisia, Chrysothamnus and Atriplex* (Carnegie Institute of Washington Publication No. 326). Carnegie Institution of Washington, Washington, DC.

*Haston, E., J. E. Richardson, P. F. Stevens, M. W. Chase and D. J. Harris. 2007. A linear sequence of Angiosperm Phylogeny Group II families. Taxon 56: 7-12.

Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.* Deutsche Zentralverlag, Berlin.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.

Heywood,V. H. (ed.). 1978. *Flowering plants of the world*. Mayflower, New York.

Hutchinson, J. 1973. *The families of flowering plants; arranged according to a new system based on their probable phylogeny*. Clarendon Press, Oxford.

Jansen, R. K. and J. D. Palmer. 1987. A chloroplast DNA inversion marks an ancient evolutionary split in the sunflower family (Asteraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 5818-5822.

Judd, W. S. and R. G. Olmstead. 2004. A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships. *Am. J. Bot.* 91: 1627-1644.

Jussieu, A.-L. de. 1789. *Genera plantarum*. Hérissant and Barrois, Paris.

Jussieu, A.-L. de. 1843. *Cours élémentaire de histoire naturelle: Botanique*. Fortin Masson, Langlois and Leclerc, Paris.

Kornet, D. J. 1991. On spedfic and interspecific delimitation. In *The plant diversity of Malesia*, P. Baas, K. Kalkman and R. Geesink (eds.), 359-379. Kluwer, Dordrecht, Nether-lands.

Lam, H. J. 1936. Phylogenetic symbols, past and present. *Acta Biotheor. 2:* 153-194.

Lamarck, J.-B.-P.-A. de M. de. 1778. *Flore franopise*, 3 vols. Imprimerie Royale, Paris.

Lawrence, G. H. L. 1951. *Taxonomy of vascular plants*. Macmillan, New York.

Linnaeus, C. 1751. *Phüosophia botânica*. Kiesewetter, Stockholm.

*Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. [Uma rápida abordagem, com ênfase em espécies animais.]

*Morton, A. G. 1981. *Outlines of botanical history*. Academic Press, London. [Um detalhado resumo de todos os aspectos do conhecimento botânico até o fim do século XIX.]

Sokal, R. R. and P. H. A. Sneath. 1963. *Principies of numérica} taxonomy*. Freeman, San Francisco.

Soltis, P. S. and D. E. Soltis. 2004. The origin and diversification of angiosperms. *Am. J. Bot.* 91: 1614-1626.

*Stafleu, F. 1971. *Linnaeus and the Linnaeans*. Oosthoeck, Utrecht, Netherlands. [O clássico tratado sobre o trabalho de Linneu e seus sucessores imediatos.]

Stebbins, G. L. 1974. *Flowering plants: Evolution above the species levei*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Stevens, P. F. 1986. Evolutionary classification in botany, 1860-1985.J. *Arnold Arbor.* 67: 313-339.

Stevens, P. F. 1990. Nomenclatura! stability, taxonomic instinct, and flora writing-A recipe for disaster? In *The plant diversity of Malesia*, P. Baas, K. Kalkman and R. Geesink (eds.), 387-410. Kluwer, Dordrecht, Netherlands.

Stevens, P. F. 1992. Species: Historical perspectives. In *Keywords in evolutionary biology*, E. F. Keller and E. A. Lloyd (eds.), 302-311. Harvard University Press, Cambridge, MA.

*Stevens, P. F. 1994. *The development of biological systematics*. Columbia University Press, New York. [Uma discussão que enfatiza que os autores do período 1780-1860 com freqüência não produziam classificações no sentido hoje aceito da palavra e avalia a história da sistemática de acordo com esta premissa.]

*Stevens, P. F. 1997a. How to interpret botanical classifications-Suggestions from history. *BioScience 47*: 243-250. [Uma reinterpretação do *Genera Plantarum* de Bentham e Hooker, uma referência fundamental por mais de um século.]

Stevens, P. F. 1997b. J. D. Hooker, George Bentham, Asa Gray and Ferdinand Mueller on species limits in theory and practice: A mid-nineteenth century debate and its repercussions. *Hist. Rec. Aust. Sci.* 11: 345-370.

Stevens, P. F. 1998a. Mind, memory and history: How classifications are shaped by and through time, and some consequences. *Zoologica Scripta* 26: 293-301.

Stevens, P. F. 1998b. What kind of classification should the practicing taxonomist use to be saved? In *Plant diversity in Malesia III*, J. Dransfield, M. J. E. Coode and D. A. Simpson (eds.), 295-319. Royal Botanical Gardens, Kew, London.

Stevens, P. F. 2000a. Botanical systematics 1950-2000: Change, progress, or both? *Taxon* 49: 635-659.

Stevens, P. F. 2000b. On characters and character states: Do overlapping and nonoverlapping variation, molecules and morphology ali yield data of the same value? In *Homology and systematics*, R. Scotland and R. T. Pennington (eds.), 81-104. Taylor & Francis, London.

*Stevens, P. F. 2002. Why do we name organisms? Some reminders from the past. *Taxon* 51: 11-26.

Stevens, P. F. 2006. An end to ali things? Plants and their names. *Austral. Syst. Bot.* 19: 115-133.

Takhtajan, A. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.

Thorne, R. F. 1999. The classification and geography of the monocotyledon subclasses Alismatidae, Liliidae and Commeliniidae. In *Plant systematics for the 21st century*, B. Nordenstam, G. El-Ghazaly and M. Kassas (eds.), 75-124. Portland Press, London.

Thorne, R. F. 2000. The classification and geography of the flowering plants: Dicotyledons of the class Angiospermae. Boi. *Rev.* 66: 441-647.

Tournefort, J. P. de. 1694. *Élémens de botanique*, 3 vols. Imprimerie Royale, Paris.

Vemon, K. 1988. The founding of numerical taxonomy. *Br.J. Hist. Sei.* 21: 143-159.

Vernon, K. 1993. Desperately seeking status: Evolutionary systematics and the taxonomists' search for respectability 1940-1960. *Br. J. Hist. Sei.* 26:207-227.

*Voss, E. 1952. The history of keys and phylogenetic trees in systematic biology. *J. Sci. Lab. Denison Univ.* 43: 1-25. [Um estudo útil e bem ilustrado.]

Wagner, W. H., Jr. 1969. The construction of a classification. In *Systematic biology: Proceedings of an International Conference* (National Research Council Publication 1692), 67-103. National Academy of Sciences, Washington, DC.

Wagner, W. H., Jr. 1980. Origin and philosophy of the groundplan-divergence method of cladistics. *Syst. Bot.* 5: 173-193.

*Walters, S. M. 1986. The name of the rose: A review of ideas on the European bias in angiosperm classification. *New Phytol.* 104: 527-546. [Um estudo útil, com referências aos primeiros trabalhos de Walter.]

Wernham, H. F. 1911-1912. Floral evolution with particular regard to the sympetalous dicotyledons. *New Phytol.* 10: 73-83, 109-120, 145-159, 217-226, 203-235; 11: 145-166, 217-235, 290-305, 373-397.

*Winsor, M. P. 1995. The English debate on taxonomy and phylogeny, 1937-1940. *Hist. Philos. Life Sci.* 17: 105-130. [Um esclarecedor resumo sobre um período crucial da sistemática.]

Winsor, M. P. 2000. Species, demes and the omega taxonomy: Gilmour and the New Systematics. Biol. *Philos.* 15: 349-388.

Winsor, M. P. 2001. Cain on Linnaeus: The scientisthistorian as an unanalysed entity. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 32C: 239-254.

4

Evidências Taxonômicas: Caracteres Estruturais e Bioquímicos

A evidência taxonômica consiste no conjunto de caracteres usados em análises filogenéticas, nas quais as classificações das plantas são baseadas, e inclui caracteres utilizados na descrição da variação em nível específico ou infra-específico (ver Capítulo 6). Essa evidência pode ser obtida a partir de fontes diversas, com base nas várias partes estruturais de uma planta e nos diferentes estágios de seu desenvolvimento. Neste capítulo é apresentado um resumo do uso de caracteres morfológicos, anatômicos, embriológicos, cromossômicos, palinológicos, químicos (metabólitos secundários) e de proteínas. Os ácidos nucléicos (DNA e RNA) fornecem uma fonte de caracteres taxonômicos de crescente importância; o seu uso na taxonomia vegetal e a rápida e contínua expansão da sistemática molecular são discutidos em detalhes no Capítulo 5.

A discussão detalhada sobre caracteres das plantas neste capítulo e no seguinte fornece informações complementares à discussão mais teórica sobre caracteres apresentada no Capítulo 2.

Morfologia

Caracteres morfológicos são atributos da forma ou aparência externa. No geral, fornecem a maior parte da informação usada na identificação prática de plantas, sendo vários destes usados na construção de hipóteses de relacionamentos filogenéticos. Tais caracteres têm sido rotineiramente utilizados há mais tempo do que caracteres anatômicos ou moleculares, e representavam a única fonte de evidência taxonômica nos primórdios da sistemática vegetal. Caracteres morfológicos de fácil observação são de grande utilidade em chaves e descrições; aqueles usados em reconstruções filogenéticas, no entanto, nem sempre são de fácil visualização. Caracteres de ambos os tipos são encontrados em todo o corpo vegetal, tanto em suas partes vegetativas quanto reprodutivas.

As raízes, os caules e as folhas constituem as partes vegetativas das angiospermas, enquanto as partes reprodutivas são as flores, os frutos e as sementes. Os termos usados para descrever a variação destas partes em traqueófitas (plantas vasculares) são introduzidos na discussão que se segue, com a ressalva de que os termos descritivos das partes reprodutivas referem-se quase exclusivamente às angiospermas por ser este o grupo dominante de plantas vasculares. (Termos referentes a estruturas vegetativas e reprodutivas especializadas de outros grupos de plantas vasculares são apresentados no Capítulo 8).

Muitos dos termos, se não todos, discutidos neste capítulo deveriam ser considerados como pontos convenientes em um contínuo de variação estrutural. Embora eles sejam úteis na transmissão de conhecimento, estágios intermediários entre os mesmos serão comumente encontrados.

Duração e hábito

Duração é o tempo de vida de uma planta individual. Uma planta **anual** vive por apenas uma estação de crescimento durante um ano. Uma planta **bianual** vive por duas estações de crescimento, crescendo apenas vegetativamente no primeiro ano e florescendo no segundo. Uma planta **perene** vive por três ou mais anos e usualmente floresce e frutifica repetidamente. Plantas perenes podem ser herbáceas (sem tecidos lenhosos), com apenas a porção subterrânea sobrevivendo por muitos anos, ou lenhosas, com um sistema caulinar aéreo persistente.

A aparência geral, ou **hábito**, das plantas é bastante variável. Tecidos lenhosos estão presentes nas **árvores** e **arbustos** e ausentes nas **ervas**. Árvores produzem um **tronco** principal; arbustos são usualmente menores e produzem vários troncos. As plantas trepadeiras podem ser lenhosas (**lianas**) ou herbáceas (**volúveis**). Plantas **subarbustivas** são intermediárias entre lenhosas e herbáceas. Ervas e arbustos que crescem sobre outra planta, a qual é usada como suporte, são chamados **epífitos**.

O formato característico de uma árvore ou arbusto está geralmente relacionado com o seu padrão de crescimento ou arquitetura, que, com freqüência, possui valor sistemático. Os troncos e ramos (caule) formam os eixos principais da planta e podem ser eretos (**ortotrópicos**) ou horizontais (**plagiotrópicos**). **Ramos monopodiais** crescem pela ação de um único **meristema apical:** uma região no ápice do ramo em que as células apresentam intensa atividade de divisão, alongamento e diferenciação. Em outras plantas, **ramos axilares** (isto é, ramos que se desenvolvem a partir de gemas associadas às folhas) assumem o papel do eixo principal e mantêm crescimento contínuo, enquanto o eixo principal reduz a velocidade de seu crescimento ou morre; uma série de ramos axilares forma um **ramo simpodial**.

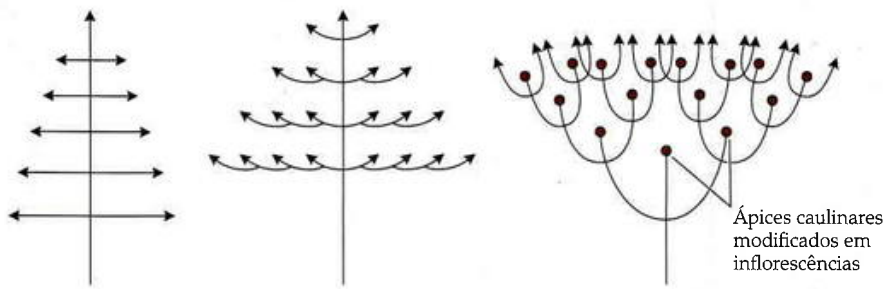
Os caules possuem pequenos órgãos embrionários, as **gemas**, geralmente protegidas por folhas modificadas (catáfilos) ou pêlos. As gemas podem apresentar um período de dormência e, quando cessam sua atividade, podem deixar cicatrizes na base do novo ramo. Ramos que apresentam essas características são chamados de **prolépticos**. Por outro lado, as gemas podem se desenvolver e expandir ao mesmo tempo que o ramo na qual se originaram, e neste caso o novo ramo formado não apresenta cicatrizes basais e possui o primeiro entrenó bastante alongado. Esses ramos são chamados de **silépticos**.

Os ramos prolépticos são característicos de espécies de regiões temperadas, enquanto os ramos silépticos são particularmente comuns em espécies de regiões tropicais. Alguns *taxa*, como muitas espécies de Lauraceae, apresentam ramos de ambos os tipos. Todos os ramos em uma planta são similares, ou podem coexistir dois ou mais tipos de ramos em um mesmo indivíduo. *Gingko* e *Cercidiphyllum*, por exemplo, possuem alguns ramos com os entrenós bem alongados (**ramos longos**) e outros ramos que produzem poucas folhas e catáfilos a cada ano, com os entrenós muito curtos (**ramos curtos**). Essas e outras características são combinadas de diferentes maneiras, produzindo uma diversidade de padrões arquiteturais de crescimento distintos em árvores e arbustos (ver Hallé et al. 1978). Três exemplos são ilustrados na Figura 4.1.

Ramos axilares são iniciados externamente, em tecidos imediatamente abaixo da epiderme. O xilema e o floema estão geralmente organizados na forma de um anel circundando a **medula**, uma região central com células mais ou menos isodiamétricas.

Raízes

As **raízes** geralmente ramificam-se irregularmente. Raízes laterais originam-se internamente a partir da endoderme



Exemplos:	*Duabanga* (Lythraceae) *Araucaria* (Araucariaceae)	*Terminalia* e *Bucida* (Combretaceae)	*Rhus* (Anacardiaceae) *Pieris* (Ericaceae)
	Eixo principal ortotrópico e monopodial; ramos laterais plagiotrópicos e monopodiais	Eixo principal ortotrópico e monopodial; ramos laterais plagiotrópicos e simpodiais	Todos os ramos similares, ortotrópicos e simpodiais

FIGURA 4.1 Três padrões arquiteturais de crescimento vegetal; a ramificação é rítmica em todos os três.

e do periciclo (camadas de células que recobrem os tecidos condutores) e emergem através do córtex, embora as raízes das licófitas se ramifiquem por bifurcações do meristema apical. O xilema e o floema estão situados na porção central da raiz, o que geralmente resulta na ausência de uma medula. As raízes não possuem os nós e entrenós típicos do caule (descritos posteriormente), e usualmente ocorrem abaixo da superfície.

As funções primordiais das raízes são prover a sustentação da planta, absorver água e minerais e estocar água e carboidratos. Algumas raízes são especializadas para outras funções, como fotossíntese (p. ex., em algumas Orchidaceae epífitas diminutas), penetração nos tecidos da espécie hospedeira (p. ex. em espécies parasitas de Santalaceae), constrição do tronco das árvores-suporte (p. ex., em espécies de figueiras ou mata-pau, Moraceae) ou suporte aéreo para o tronco e/ou ramos (p. ex., em algumas espécies de figueiras e no mangue-vermelho, Rizophoraceae).

Algumas plantas, como as Araceae epífitas, possuem raízes dimórficas, algumas das quais com função de absorção de água e minerais e outras promovendo a sustentação da planta. A maioria das raízes cresce para baixo, mas há exceções, como os **pneumatóforos**, que são raízes especializadas que auxiliam nas trocas gasosas de algumas espécies de mangue e brejo.

As raízes são bastante uniformes em sua aparência e, por isso, uma planta dificilmente pode ser identificada sem a análise de suas partes aéreas. Todavia, as raízes são úteis para determinar se uma planta é anual ou perene, e variações no sistema radicular podem ter importância taxonômica. Abaixo estão listados alguns poucos termos de uso comum relacionados às raízes:

Adventícias originam-se de partes da planta que não a raiz embrionária (radícula) ou outra raiz
Aéreas crescem acima do solo ou da água
Fibrosas com todas as partes do sistema radicular de forma e espessura similares, geralmente bem ramificadas, e com a raiz primária ausente ou inconspícua
Haustoriais especializadas em penetrar outras plantas e absorver água e nutrientes destas (como em plantas parasitas)
Pivotante raiz principal, geralmente engrossada e crescendo para baixo
Suculentas espessas e providas de tecidos armazenadores de água ou carboidratos

Caules

O **caule** – o eixo das plantas – é constituído por **nós** (onde as folhas e as gemas axilares são produzidas) separados pelos **entrenós** (Figura 4.2). Ele é freqüentemente útil na identificação taxonômica e fornece diversos caracteres de importância sistemática.

Os caules geralmente são alongados e têm a função de expor as folhas para a luz solar, as flores para os agentes polinizadores e os frutos para os agentes dispersores. Alguns caules, no entanto, são os principais órgãos fotossintetizantes (como no aspargo, Asparagaceae e, em vários cactos, Cactaceae), estocam água ou carboidratos (como em muitos cactos e outras plantas suculentas), são trepadores (como os ramos bifurcados ou volúveis de lianas e trepadeiras), ou protegem a

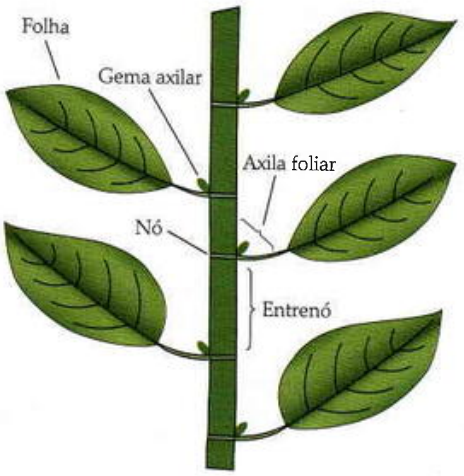


FIGURA 4.2 Representação esquemática de um caule de angiospermas mostrando os nós e os entrenós, as folhas, as axilas foliares e as gemas axilares.

planta (como em muitas plantas com acúleos). Alguns termos descritivos de caules estão listados aqui:

Acaulescente com um caule inconspícuo
Bulbo caule curto, ereto e subterrâneo envolvido por folhas ou bases foliares espessas e suculentas
Caulescente com um caule conspícuo
Cicatriz resquício do ponto de ligação, como nas cicatrizes foliares, estipulares e de catáfilos
Cormo caule curto, ereto e subterrâneo, mais ou menos suculento envolvido por folhas secas ou bases foliares delicadas e tênues
Entrenó a parte do caule entre dois nós adjacentes
Escapo caule ereto e áfilo, portando uma inflorescência ou flor no ápice; geralmente formado por um único entrenó alongado
Espinho caule reduzido e pontiagudo (também se aplica à uma folha ou estípula reduzida e pontiaguda ou um dente marginal afilado, e em contraste, emergências pontiagudas da epiderme e/ou subepiderme são denominadas acúleos)
Herbáceo não lenhoso, senescente ao final da estação de crescimento
Lenhoso de textura dura, contendo xilema secundário, e persistindo por mais de uma estação de crescimento
Lenticela protuberância de forma irregular na superfície do caule e envolvida na troca gasosa
Medula tecido macio no centro do caule, formado geralmente por células mais ou menos isodiamétricas
Nó região do caule de onde se originam as folhas e gemas
Ramo curto caule com entrenós curtos em planta cujos outros ramos possuem entrenós distintamente longos; ver ramo longo
Ramo longo um caule com entrenós longos; este termo é aplicado apenas em plantas cujo comprimento do entrenó é claramente bimodal, estando presentes tanto ramos longos como curtos
Rizoma caule horizontal, mais ou menos subterrâneo, portando folhas escamiformes; geralmente chamado de estolão quando acima da superfície do solo e com entrenós longos

Túbera porção suculenta e intumescida de um rizoma envolvida na estocagem de água e carboidratos
Volúvel enrolado em espiral em torno de um suporte

Gemas

Gemas são caules curtos e embrionários. Podem estar protegidas por **catáfilos** (folhas modificadas às vezes representadas apenas por estípulas), um denso indumento de pêlos e/ou por uma secreção viscosa. Em angiospermas, as gemas estão localizadas nos nós, nas **axilas das folhas** (ângulo formado pelo caule e o pecíolo da folha; ver Figura 4.2), ou na porção terminal do caule. Elas são particularmente úteis para identificar ramos finos e delicados em dormência. Alguns termos comuns relacionados às gemas são listados aqui:

Gemas acessórias gemas adicionais produzidas em ambos os lados, acima ou abaixo da gema axilar principal
Gema axilar gema localizada na axila da folha
Gema floral gema que contém flores embrionárias
Gema foliar gema que contém folhas embrionárias
Gema mista gema que contém tanto folhas como flores embrionárias
Gema nua gema não coberta por catáfilos
Gema pseudoterminal gema axilar que assume a função da gema terminal em ramos simpodiais
Gema sobreposta gema localizada acima ou abaixo da gema axilar
Gema terminal gema localizada no ápice de um ramo monopodial

Folhas

Folhas são as principais partes fotossintetizantes da maioria das plantas. Originam-se nos nós de um caule, geralmente abaixo de uma gema (Figura 4.3; ver também Figura 4.2). Diferentemente dos caules, as folhas geralmente não apresentam crescimento contínuo ano a ano. Elas são normalmente planas, com uma superfície virada para o eixo caulinar (superfície superior ou **adaxial**) e outra virada para o lado oposto do eixo caulinar (superfície inferior ou **abaxial**). A maioria das folhas é **bifacial**, possuindo superfícies adaxial e abaxial distintas, mas às vezes podem ser **unifaciais**, não apresentando esta diferenciação entre superfícies.

Folhas são estruturas homólogas nas angiospermas, porém não o são se considerarmos as plantas vasculares como um todo (ver capítulos 7, 8 e 9). De forma complementar à sua função fotossintética primordial, as folhas podem ser modificadas para proteção, formando **espinhos** pontiagudos; para estocagem de água, como em plantas suculentas; para escalar em outras plantas, como em trepadeiras ou lianas com gavinhas; para a captura de insetos, como nas plantas carnívoras; ou para fornecer abrigo a formigas ou pequenos insetos (domácias, descritas na página 60).

As partes principais de uma folha estão ilustradas na Figura 4.3. O ponto de inserção do **pecíolo** no caule pode ser, às vezes, largo a estreito, ocultando a gema axilar. Em monocotiledôneas, a folha quase sempre forma uma bainha na sua base, com as margens sobrepostas ou fundidas. Em famílias

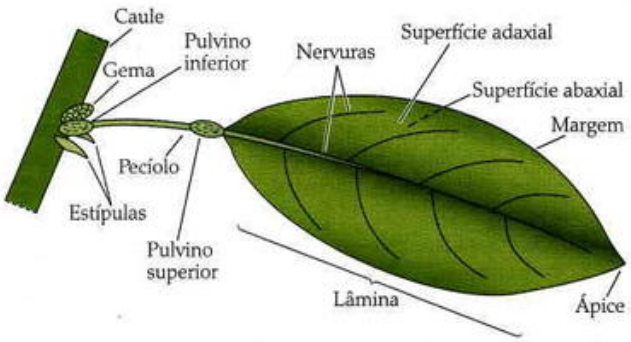


FIGURA 4.3 Representação generalizada de uma folha de angiosperma.

como Poaceae e Zingiberaceae, existe uma **lígula** ou protuberância adaxial na junção da bainha com a lâmina foliar. Uma folha que não possui pecíolo é chamada de **séssil**.

Os **pulvinos**, porções engrossadas e morfologicamente distintas do pecíolo, são comuns e estão envolvidos no movimento foliar. Podem se encontrar na base da folha; no ápice do pecíolo, como em espécies de Marantaceae; no meio do pecíolo, como em algumas poucas Araceae; ou nos peciólulos dos folíolos (em folhas compostas, como descrito na página 57).

Estípulas são apêndices, geralmente em número de dois, localizados ao lado (ou sobre) a base do pecíolo. Também podem ser solitárias e, neste caso, originam-se entre o pecíolo e o caule. Quanto à sua aparência, as estípulas podem ser foliáceas, escamiformes, espinescentes, glandulares, em forma de gavinhas, inconspícuas ou ausentes. Elas desempenham diversas funções na planta, mas geralmente auxiliam na proteção de folhas jovens. Quanto à sua origem, nem sempre são homólogas nos diferentes grupos de plantas.

Filotaxia das folhas As folhas podem estar organizadas em três padrões principais (Figura 4.4). As folhas **alternas** desenvolvem-se isoladas entre si e estão geralmente dispostas em uma espiral ao longo do caule. Há vários tipos de disposição espiralada, os quais podem ser classificados por meio da determinação do ângulo entre os pontos de inserção de quaisquer duas folhas em ordem sucessiva. Também pode-se classificar a disposição das folhas acompanhando a espiral em

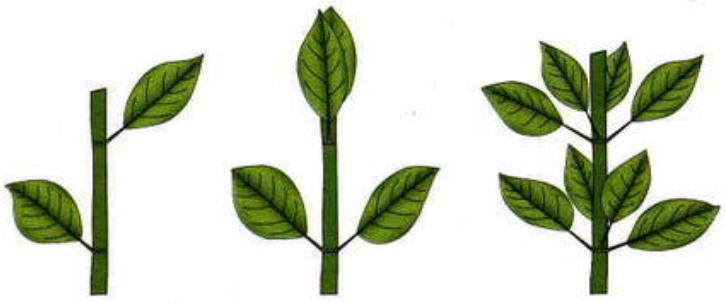


FIGURA 4.4 Os três padrões principais de filotaxia das folhas.

torno do caule a partir de qualquer folha mais velha e mais próxima da base do caule até a primeira folha jovem em linha reta diretamente acima. Folhas alternas, no entanto, podem estar dispostas de uma forma não espiralada, organizadas seqüencialmente ao longo de dois lados de um caule (bisseriada, ou **dística**) ou ao longo de três lados do mesmo (trisseriada, ou **tristica**). (Folhas dísticas achatadas no mesmo plano e com ambas as superfícies idênticas, como em espécies de Iridaceae, são chamadas de **equitantes**.)

As folhas **opostas**, por outro lado, desenvolvem-se aos pares e ficam posicionadas em lados opostos do caule. Também podem apresentar uma disposição espiralada, como no mangue-vermelho (*Rhizophora*, Rhizophoraceae), dística, como em muitas Zygophyllaceae, ou **decussada** (as folhas de nós adjacentes apresentam uma rotação de 90° entre si). O arranjo decussado representa a condição mais comum das folhas opostas nas plantas vasculares.

Por fim, as folhas são **verticiladas** quando se desenvolvem em número de três ou mais em um mesmo nó.

Estrutura das folhas Uma folha com lâmina única é chamada de **simples**; uma folha com duas ou mais lâminas, ou **folíolos**, é chamada de **composta**. A distinção entre folhas simples e compostas pode ser feita pela localização da gema axilar, pois esta ocorre no ponto de inserção do pecíolo, e nunca do peciólulo. Os folíolos podem estar organizados de diferentes maneiras, conforme ilustrado na Figura 4.5.

Duração das folhas As folhas podem ser funcionais por poucos dias até vários anos, porém a maioria é funcional por apenas uma a duas estações de crescimento. Folhas **decíduas** caem (abscisão) no final da estação de crescimento, enquanto as folhas **perenes** mantêm-se na planta ao longo de todo o ano. Algumas folhas, como as de várias espécies de Fagaceae, são **marcescentes**, ou seja, murcham mas não caem durante o inverno ou durante a estação seca.

Tipos de venação Sempre que houver uma nervura mais proeminente em uma folha, esta é chamada de **nervura primária** ou **central**; ramificações dessa nervura são chamadas de **nervuras secundárias**. As **nervuras terciárias**, por sua vez, geralmente conectam as nervuras secundárias, formando um padrão **escalariforme** ou **reticulado** (Figura 4.6).

Existem três padrões principais de organização das nervuras. Uma folha pode ter uma nervura primária única com as nervuras secundárias divergindo ao longo de todo o seu comprimento, como os dentes de um pente; este padrão é chamado **pinado**. Alternativamente, uma folha pode ter diversas nervuras primárias divergindo da base (ou próximo desta) da lâmina foliar, como os dedos de uma mão; este padrão é chamado **palmado**. Vários subtipos de venação pinada (Figura 4.7) e palmada (Figura 4.8A) são reconhecidos (eles são discutidos em maior detalhe em Hickey 1973 e Dilcher 1974). Por fim, uma folha pode ter diversas nervuras paralelas, um padrão chamado de venação **paralela** (Figura 4.8B).

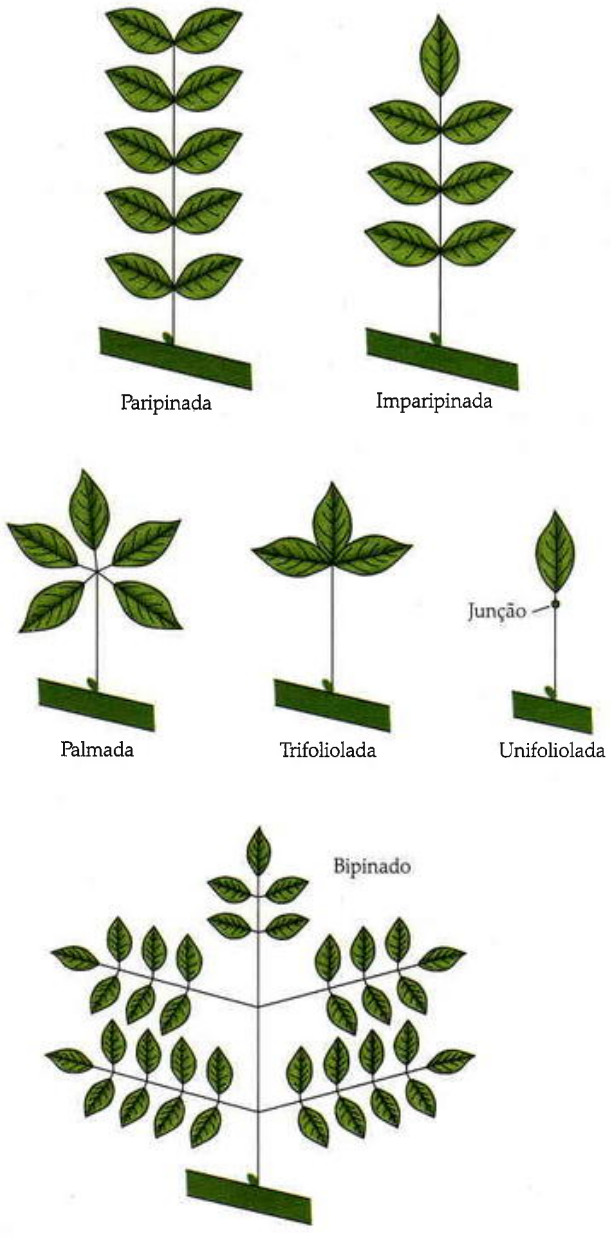


FIGURA 4.5 Filotaxia dos folíolos em folhas compostas.

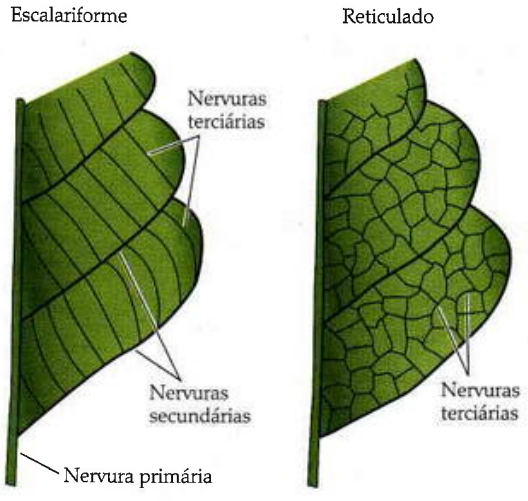


FIGURA 4.6 Dois padrões de organização das nervuras terciárias.

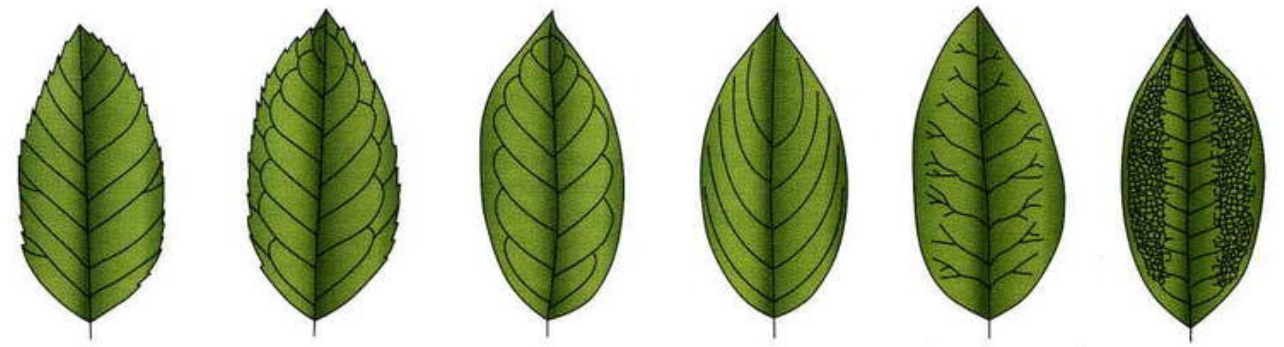


FIGURA 4.7 Alguns tipos de venação peninérvea. (Adaptada de Hickey 1973.)

Forma das folhas Em geral, considera-se que uma folha pode apresentar quatro formas básicas (**ovada, obovada, elíptica, oblonga**), dependendo da porção onde a lâmina foliar apresenta-se mais larga (Figura 4.9) (Hickey 1973). O significado desses quatro termos pode ser refinado pelo uso de advérbios como *largamente* ou *estreitamente*. Se o pecíolo está ligado à folha em uma posição distante de sua margem de forma que o conjunto folha-pecíolo tenha a aparência de um guarda-chuva, a folha é chamada de **peltada**, sendo que estas são bastante variáveis no seu formato. Uma folha **linear**, por outro lado, é consideravelmente longa e estreita. Termos variados para outros formatos são muitas vezes empregados, mas o seu uso será evitado ao máximo neste livro. Em relação à aparência geral, a lâmina de uma folha pode ser simétrica ou assimétrica quando vista de cima.

Folhas de diferentes formas podem ser observadas em uma mesma planta, fenômeno este denominado de **heterofilia.** Folhas jovens podem diferir substancialmente das folhas adultas, porém diferenças acentuadas de forma às vezes são observadas em plantas adultas (como em *Sassafras*, Lauraceae).

Ápice e base das folhas Vários termos descritivos da forma do ápice foliar estão ilustrados na Figura 4.10, enquanto termos relacionados à forma da base foliar estão ilustrados na Figura 4.11.

Margem das folhas A lâmina foliar pode apresentar margens **inteiras** ou **lobadas.** Estes e outros tipos de margens estão ilustrados na Figura 4.12.

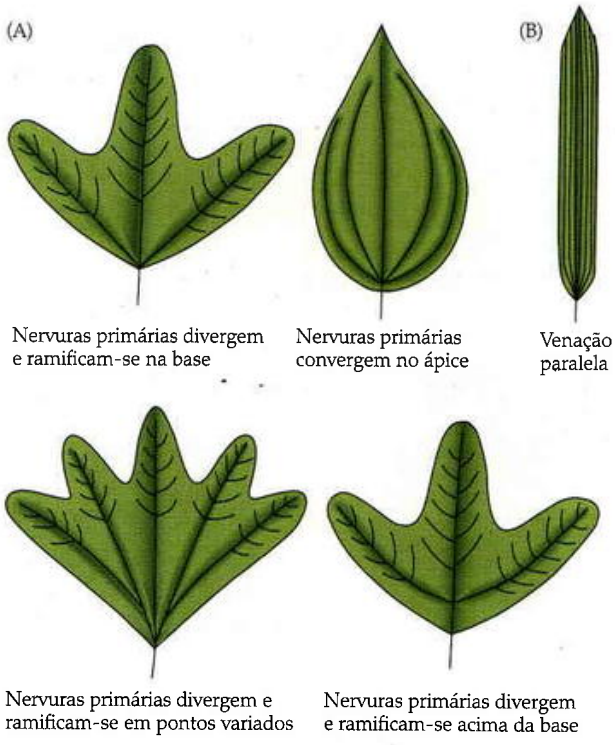


FIGURA 4.8 (A) Quatro tipos de venação palmada. (B) Venação paralela. (Adaptada de Hickey 1973.)

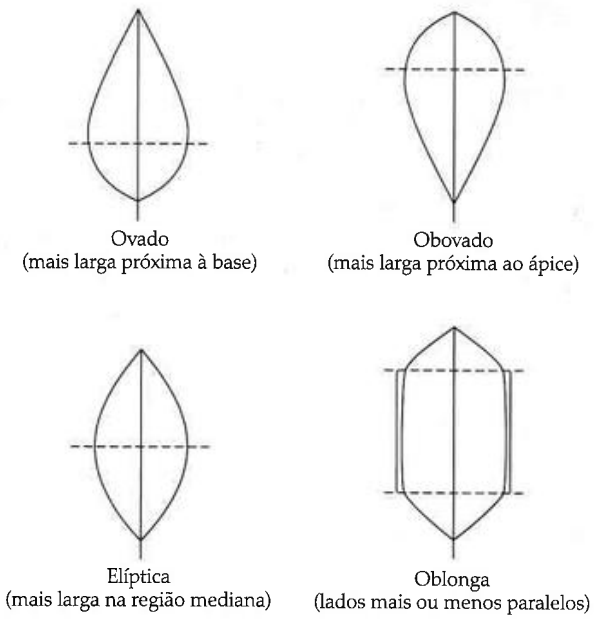


FIGURA 4.9 Formas de folhas.

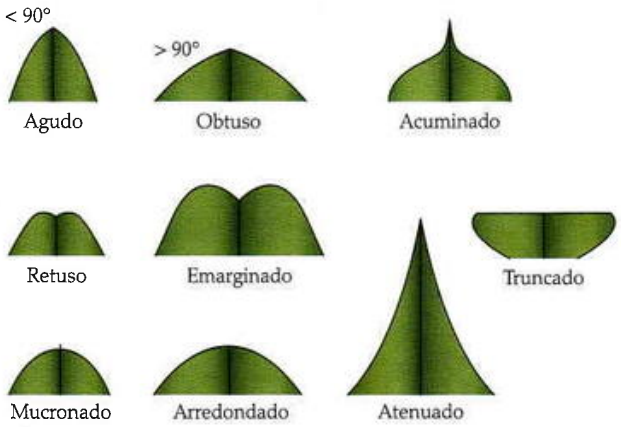


FIGURA 4.10 Diferentes formas do ápice foliar.

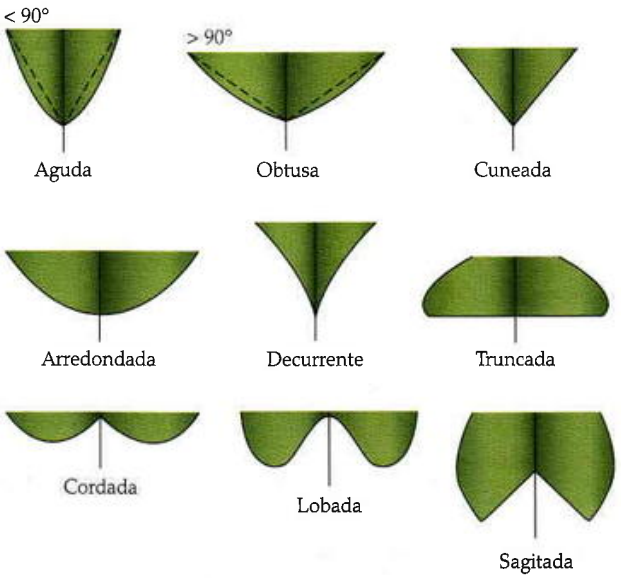


FIGURA 4.11 Diferentes formas da base foliar.

Vários tipos de dentes na margem das folhas podem ser definidos de acordo com características anatômicas, tais como o padrão de nervura(s) entrando no dente, o formato do dente e detalhes do ápice do dente, bem como atividade glandular. Os tipos mais comuns de dentes estão ilustrados na Figura 4.13; outros tipos são caracterizados a partir de sua menção no Capítulo 9 (ver também Hickey e Wolfe 1975).

Textura das folhas A lâmina foliar pode ser bastante fina (**membranácea**), de textura papirácea (**cartácea**) ou bastante espessa (**coriácea**).

Ptixia e vernação **Ptixia** é a forma em que uma folha individual encontra-se dobrada em uma gema. Alguns poucos termos de ptixia são ilustrados na Figura 4.14 (ver também Cullen 1978). **Vernação** é a forma em que as folhas estão dobradas em uma gema em relação umas às outras. Folhas que se sobrepõem em uma gema são denominadas **imbricadas**, enquanto aquelas cujas margens apenas se tocam são denominadas **valvares**. Outros termos de vernação são apresentados no Capítulo 9 (na discussão de algumas famílias).

Indumento O **indumento**, ou cobertura de **pêlos** (= **tricomas**), na superfície de uma angiosperma confere a essa superfície uma textura particular. A maioria dos termos relacionados ao indumento são ambíguos, por isso usaremos apenas três neste livro: **glabro** (ausência de pêlos), **pubescente** (com pêlos variados) e **glauco** (com uma cobertura cerosa, de coloração geralmente branca ou azulada). Alguns outros termos descritivos de indumentos são listados aqui; optamos por não usá-los neste texto, porém os leitores interessados poderão encontrá-los, assim como muitos outros, em chaves de identificação e descrições botânicas:

Aracnóide com uma aparência de teia de aranha
Canescente com pêlos curtos, abundantes e de coloração acinzentada
Ceríceo com pêlos sedosos, usualmente longos, finos e adpressos
Escabro com pêlos rígidos
Estrigoso com pêlos rígidos, todos apontados na mesma direção
Hirsuto com pêlos longos, geralmente rígidos

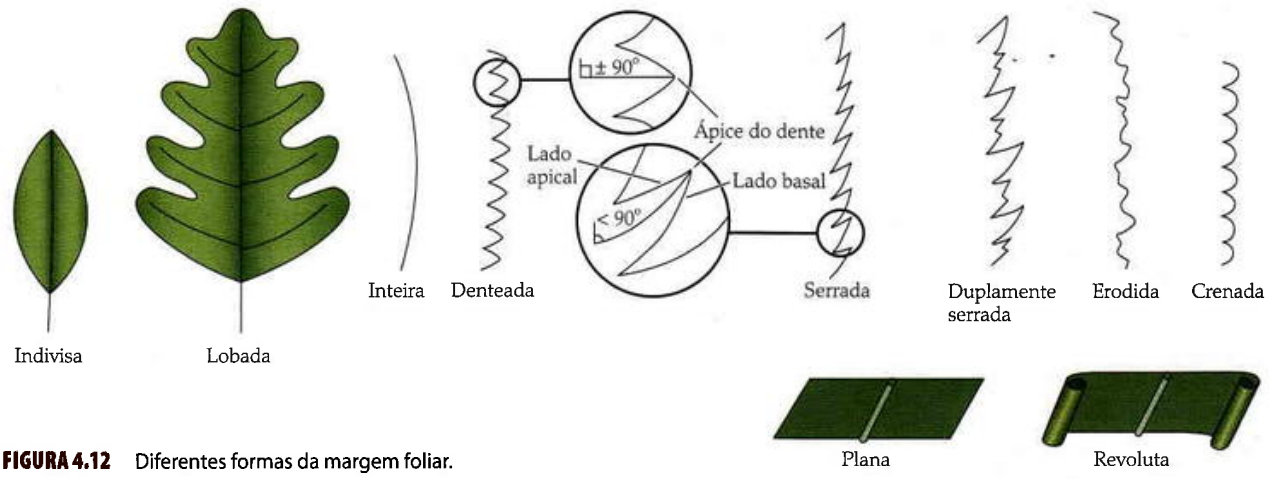


FIGURA 4.12 Diferentes formas da margem foliar.

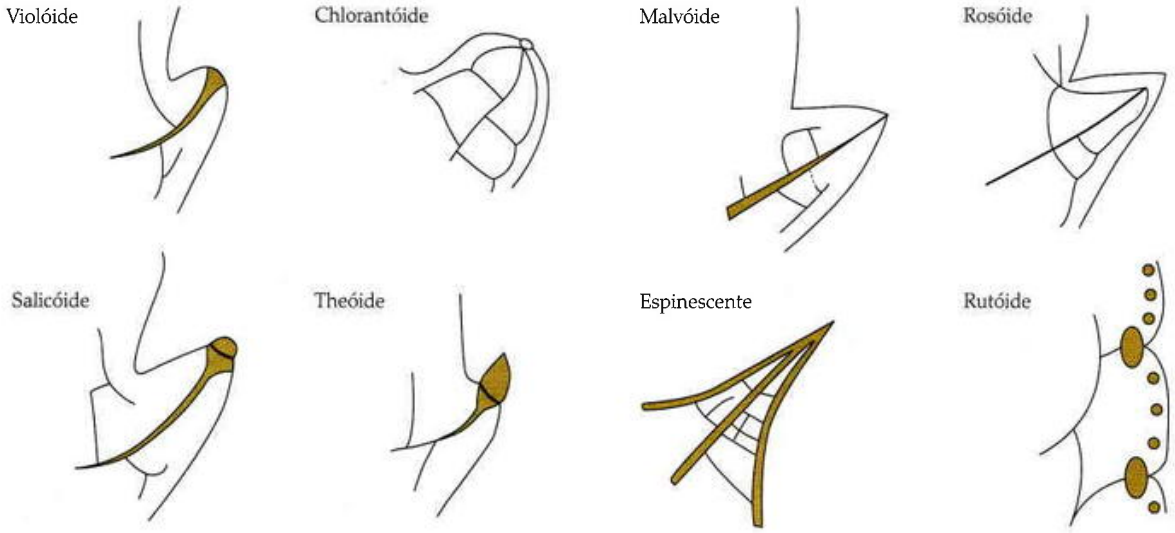


FIGURA 4.13 Tipos principais dos dentes da margem foliar.

Híspido com pêlos rígidos e ásperos
Lanoso com pêlos longos, entrelaçados, um tanto opacos; com aparência de lã
Piloso com pêlos longos, delgados e macios, dispersos ao longo de uma superfície
Puberulento com pêlos curtos e diminutos
Tomentoso com pêlos abundantes e macios, geralmente entrelaçados
Velutino com pêlos aveludados
Viloso coberto com pêlos longos, finos e delicados

Recomendamos que os tipos de tricomas presentes em uma planta, juntamente com sua distribuição e densidade, sejam cuidadosamente observados em lupa ou microscópio. Caracteres derivados dessas observações tendem a ser mais úteis (e consistentemente aplicáveis) do que os termos aqui listados.

Os pêlos podem ser **unicelulares** ou **pluricelulares**, **eglandulares** ou **glandulares**, e organizarem-se **isoladamente** ou em **tufos**, com as células epidérmicas adjacentes modificadas ou não. O formato dos pêlos individuais pode ser descrito em detalhes: são eles inteiriços ou ramificados? Como eles se ramificam; ou seja, são **dendríticos, estrelados** ou **em forma de T**? Possuem uma cabeça **achatada** ou **globosa**, e o pedúnculo é **unisseriado** (com apenas uma fileira de células), **bisseriado** (com duas fileiras de células) ou **multisseriado** (com várias fileiras de células)? Esses termos estão ilustrados na Figura 4.15.

Alguns *taxa* possuem dois ou mais tipos de pêlos distribuídos em suas folhas ou caules. Muitas espécies, por exemplo, possuem pêlos unicelulares e eglandulares misturados a pêlos multicelulares e com uma cabeça glandular. Os diferentes tipos de pêlos, juntamente com a sua densidade e distribuição na planta, apresentam com freqüência valor taxonômico.

Domácias e glândulas **Domácias** – literalmente "pequenas casas" – podem conter organismos, geralmente ácaros ou formigas em seu interior, e estão presentes nas folhas de diversas angiospermas (Pemberton e Turner 1989; Brouwer e Clifford 1990). Artrópodes que habitam as domácias auxi-

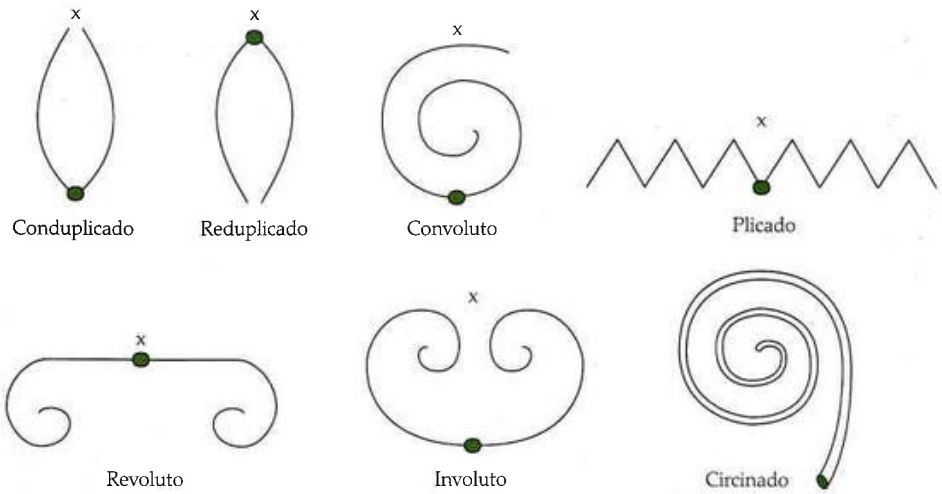


FIGURA 4.14 Termos relacionados à ptixia. Todos os padrões são ilustrados em secção transversal, exceto o circinado. O "X" indica a posição do ramo que contém a folha.

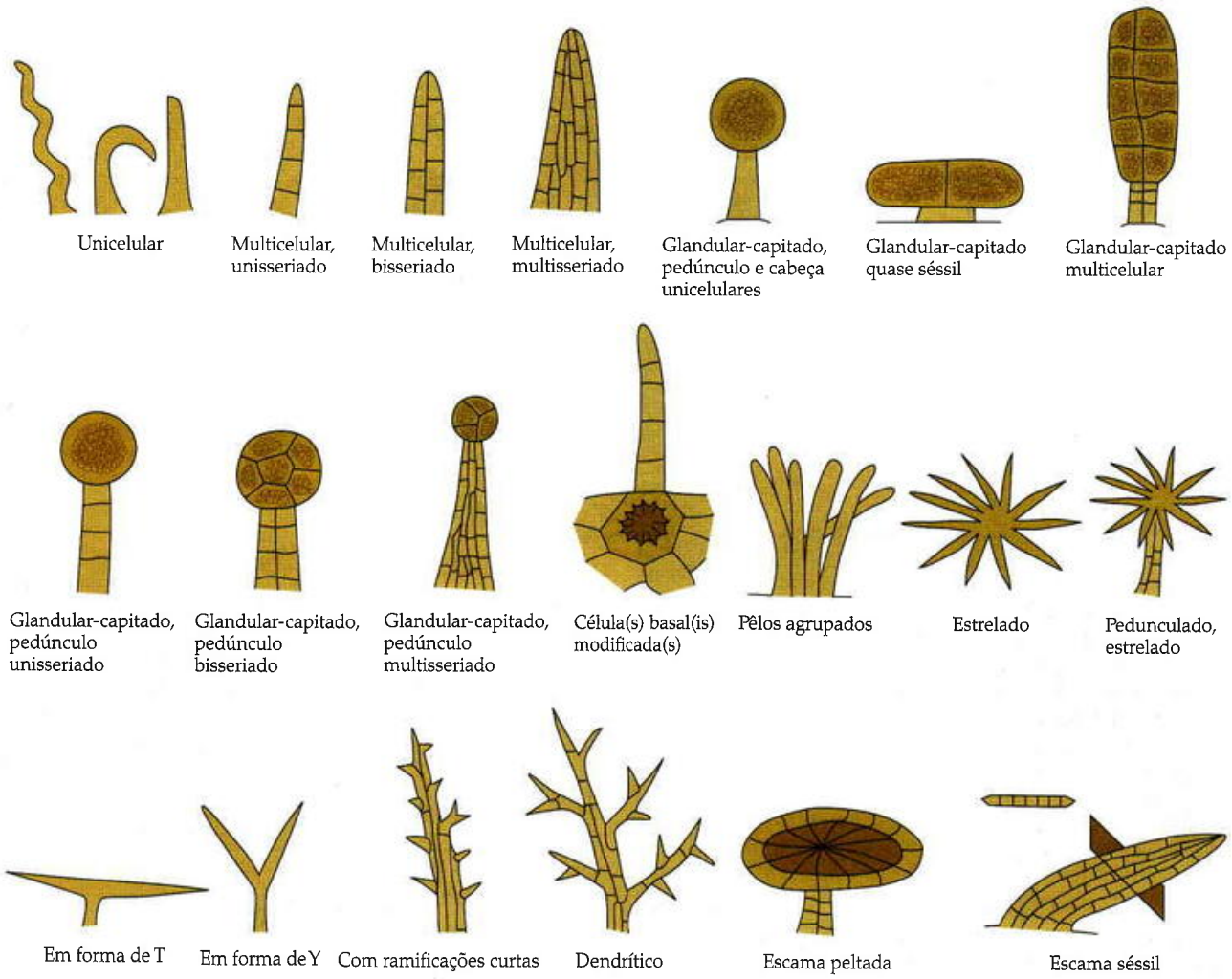


FIGURA 4.15 Características selecionadas de pêlos (tricomas).

liam a planta ao evitar, ou pelo menos reduzir, a herbivoria; em troca, a planta fornece a esses animais não apenas abrigo, mas também alimento. Domácias que abrigam formigas são usualmente em forma de bolsa e encontradas na base da lâmina foliar. Domácias de ácaros, por sua vez, são menores e geralmente encontradas nas junções entre duas nervuras. Elas podem ter um formato de vulcão, bolso ou tigela e ser formadas por tufos de pêlos ou pela margem foliar revoluta.

Diversas estruturas glandulares também podem ocorrer nas folhas. Tais estruturas geralmente secretam néctar e atraem formigas, que protegem as folhas contra herbivoria (Bentley 1977).

Morfologia floral

As estruturas reprodutivas das angiospermas são denominadas flores. Em nossa discussão sobre as partes reprodutivas das plantas, o foco estará nesse grupo; as estruturas reprodutivas especializadas das samambaias licófitas e grupos relacionados, coníferas, Cycadales, ginkgos e gnetales são descritas no Capítulo 8.

A **flor** é um ramo altamente modificado portando apêndices especializados (folhas modificadas) (Figura 4.16). O ramo modificado (ou eixo floral) é chamado de **receptáculo**; o pedúnculo floral é chamado de **pedicelo**. As flores geralmente nascem na axila de uma folha mais ou menos modificada, ou **bráctea**; estruturas menores e foliáceas, as **bractéolas**, muitas vezes distribuem-se ao longo do pedicelo.

As flores possuem até três partes principais: **perianto** (estruturas mais externas, protetoras e/ou coloridas), **androceu** (estruturas produtoras de pólen) e **gineceu** (estruturas produtoras de óvulos). As flores que possuem as três partes são chamadas de **completas**, enquanto as flores em que pelo menos uma dessas partes está ausente são chamadas de **incompletas**. Se tanto o androceu como o gineceu estão presentes, a flor é chamada de **bissexual** (ou **perfeita**), mas, se um deles está faltando, a flor é chamada de **unissexual** (**imperfeita**). Neste último caso, ela pode ser **estaminada**, se apenas o androceu está presente, ou **carpelada**, se apenas o gineceu está presente.

Em espécies **monóicas**, um mesmo indivíduo apresenta tanto flores estaminadas quanto flores carpeladas, enquanto em espécies **dióicas** as flores estaminadas e carpeladas ocorrem em indivíduos diferentes. Muitas condições intermediárias entre esses dois extremos ocorrem, no entan-

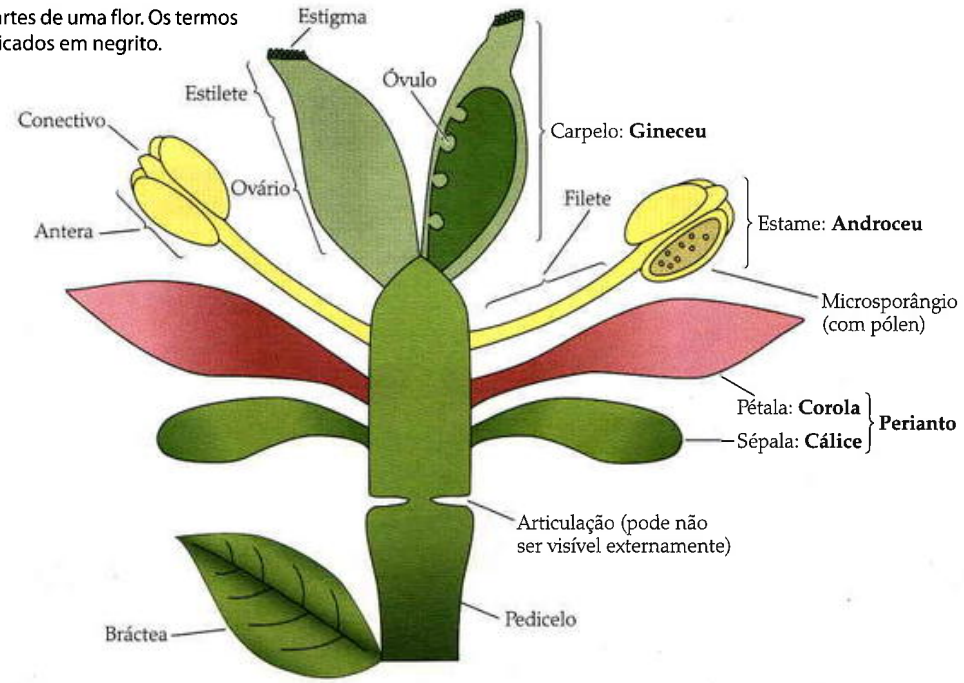


FIGURA 4.16 Partes de uma flor. Os termos coletivos são indicados em negrito.

to. Espécies **polígamas** possuem tanto flores unissexuais como bissexuais (estaminadas e/ou carpeladas) na mesma planta.

O perianto é sempre a porção mais externa de uma flor, seguida em quase todas as flores pelo androceu, e com o gineceu disposto no centro da flor. As partes do perianto podem ser indiferenciadas entre si, sendo, neste caso, o perianto composto por **tépalas.** Alternativamente, o perianto pode estar diferenciado em duas partes principais, e assim é formado por um verticilo mais externo (em disposição cíclica ou espiralada) de **sépalas**, chamadas conjuntamente de **cálice**, e um verticilo mais interno (também em disposição cíclica ou espiralada) de **pétalas**, chamadas conjuntamente de **corola**.

As sépalas geralmente protegem as partes internas da flor quando em botão; as pétalas são em geral coloridas e atuam como elementos atrativos para polinizadores (ver a seção sobre biologia da polinização na página 67). Corolas evoluíram independentemente em grupos variados de angiospermas; em algumas famílias, é evidente que as pétalas são estames vistosos e estéreis, enquanto em outras, são sépalas modificadas.

É importante ressaltar que, embora os termos relativos ao perianto aqui apresentados sejam úteis em descrições e identificações taxonômicas, eles precisam ser adotados com cautela em estudos filogenéticos. A homologia nunca deve ser assumida meramente com base na similaridade estrutural e funcional das partes florais.

O androceu compreende o conjunto de **estames** de uma flor. Os estames são usualmente diferenciados em **antera** e **filamento**, embora, em alguns casos, sejam petalóides e sem distinção entre essas duas partes. Cada antera geralmente contém quatro **sacos polínicos**, ou microsporângios, que estão organizados em dois pares. Os sacos polínicos estão aderidos entre si e ao filamento pelo **conectivo**, que é ocasionalmente expandido e forma apêndices variados ou um tecido estéril conspícuo que separa os sacos polínicos.

As células dos sacos polínicos sofrem um processo de meiose, que resulta na produção de **grãos de pólen** (gametófitos masculinos, ou microgametófitos). Por essa razão, o androceu é comumente referido como a "porção masculina" de uma flor. Obviamente, as flores, como parte de uma planta diplóide (ou esporófito), não podem ser referidas como masculinas (ou femininas) porque o esporófito está envolvido apenas na produção de esporos (processo associado à meiose). Apenas a fase haplóide de uma planta (ou gametófito) está envolvida na produção de gametas (Figura 4.17).

As anteras abrem-se por mecanismos variados, e o pólen é usualmente liberado a partir de fendas longitudinais nos sacos polínicos, embora fendas transversais, poros e valvas também possam ocorrer. As anteras que abrem em direção ao centro da flor são denominadas **introrsas**, enquanto as que liberam o pólen em direção à periferia da flor são denominadas **extrorsas**.

O gineceu compreende todos os **carpelos** de uma flor. O carpelo é o sítio de polinização e fertilização em uma planta. Estruturalmente, os carpelos são tipicamente formados pelo **estigma**, que coleta e facilita a germinação do pólen trazido pelo vento, pela água ou por animais variados; pelo **estilete**, uma porção do carpelo geralmente estreita e tubular especializada para o crescimento do tubo polínico; e pelo **ovário**, a porção mais basal e alargada do carpelo que envolve e protege os **óvulos.** A superfície estigmática pode ser variavelmente papilosa e tanto seca quanto úmida.

Cada óvulo contém um megagametófito (gametófito feminino, ou saco embrionário), que produz um gameta e é geralmente provido de duas camadas protetoras denominadas **tegumentos.** O óvulo encontra-se conectado ao ovário por um pedúnculo chamado de **funículo**. O gineceu é em geral chamado de "porção feminina" da flor, embora essa denominação seja tecnicamente incorreta, conforme explicado anteriormente. À medida que o óvulo se desenvolve em semente, o ovário ao redor se desenvolve em um fruto.

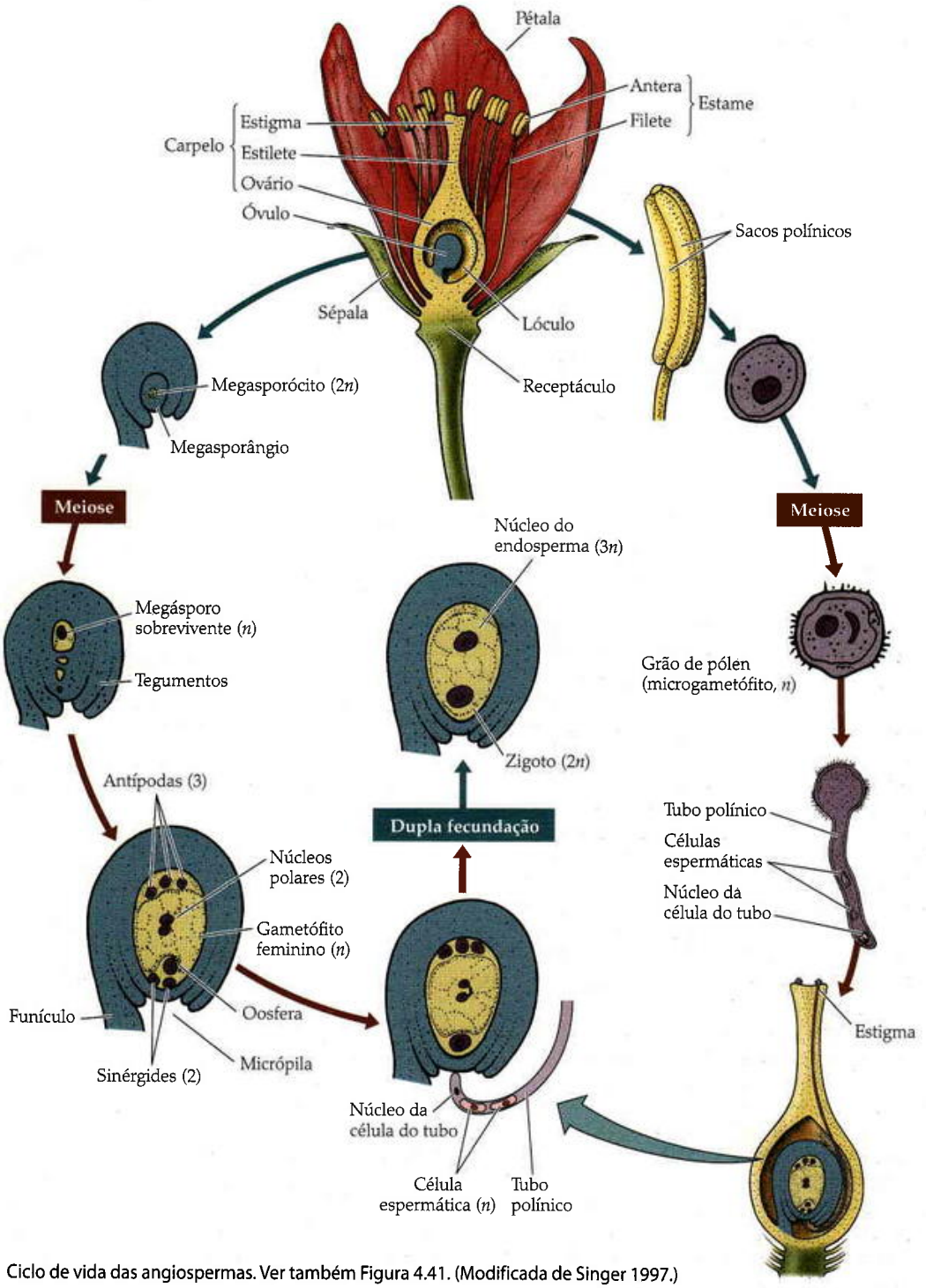


FIGURA 4.17 Ciclo de vida das angiospermas. Ver também Figura 4.41. (Modificada de Singer 1997.)

Diversas partes florais podem ser modificadas para a produção de néctar ou outros elementos atrativos para os polinizadores, como óleos ou fragrâncias. **Nectários** (ou glândulas produtoras de néctar) muitas vezes formam projeções, lobos ou estruturas aneliformes; estão usualmente posicionados próximo da base do androceu e do gineceu ou em esporões formados por partes florais, como pétalas. Algumas flores apresentam um verticilo "extra", em geral vistoso, chamado de **corona**. Estruturas coroniformes podem resultar do crescimento exagerado de partes do perianto, dos estames ou do receptáculo floral, e são extremamente diversas em forma e função. (Para uma discussão detalhada da diversidade desta e de outras estruturas florais, ver Weberling 1989.)

A variação nas estruturas florais pode ser descrita de forma prática e eficiente pelo uso de fórmulas e diagramas florais (Quadro 4A).

Simetria floral As partes de algumas flores estão organizadas de forma que dois ou mais planos dividindo a flor através de seu centro produzam metades simétricas. Flores desse tipo possuem simetria **radial** e também são chamadas de **actinomorfas** ou **regulares** (Figura 4.18A). (Algumas poucas flores radiais possuem apenas dois planos de simetria, e são denominadas **birradiais**.)

Em algumas flores, as suas partes estão organizadas de tal forma que podem ser divididas em duas metades simétricas em apenas um plano. Tais flores apresentam simetria **bilateral** e são também chamadas de **zigomorfas** ou **irregulares** (Figura 4.18B).

Algumas poucas flores não possuem qualquer plano de simetria e são denominadas **assimétricas** (Figura 4.18C). É importante ressaltar que, para a correta determinação da simetria de uma flor, a posição de suas estruturas mais conspícuas – isto é, o perianto e/ou o androceu – sempre é considerada.

Fusão de partes florais As partes florais podem estar fusionadas de diferentes maneiras. A fusão de partes de um mesmo verticilo (p. ex., pétalas unidas a outras pétalas) é chamada de **conação**; quando as partes do verticilo não estão fusionadas, elas são referidas como **livres** (p. ex., pétalas livres entre si). A fusão de partes de verticilos diferentes (p. ex., estames unidos às pétalas) é chamada de **adnação**; quando as partes de verticilos diferentes não estão fusionadas, elas também são referidas como **livres** (p. ex., estames livres das pétalas). Estruturas fusionadas podem estar unidas desde o momento de sua origem, ou elas podem se unir em um momento posterior durante o seu desenvolvimento.

Diversos termos especializados são utilizados para caracterizar tipos distintos de adnação e conação:

Apocárpico carpelos livres
Apopétala (ou dialipétala) pétalas livres
AposséPala (ou dialissépala) sépalas livres
Apotépala tépalas livres
Diadelfos estames conatos pelos filamentos em dois grupos distintos
Epipétalos estames adnatos à corola
Monadelfos estames conatos pelos filamentos em um grupo único
Simpétala (ou gamopétala) pétalas conatas
Sinândrio estames conatos
Sincárpico carpelos conatos
Sinânteros estames conatos pelas anteras
Sinsépala (ou gamossépala) sépalas conatas
Sintépala (ou gamotépala) tépalas conatas

A forma da corola, especialmente em flores simpétalas, pode ser de grande valia na identificação taxonômica da planta em questão. Termos especializados são aplicados a formas de corola particulares, como rotadas (em forma de disco ou roda), campanuladas (em forma de sino), urceolada (em forma de urna), hipocrateriforme (com tubo corolino estreito terminando em uma porção apical abruptamente alargada e expandida, ou limbo), funiforme (em forma de funil), tubular e bilabiada (com dois "lábios").

Carpelo versus pistilo O termo **pistilo** é freqüentemente usado para designar a(s) estrutura(s) no centro da flor que

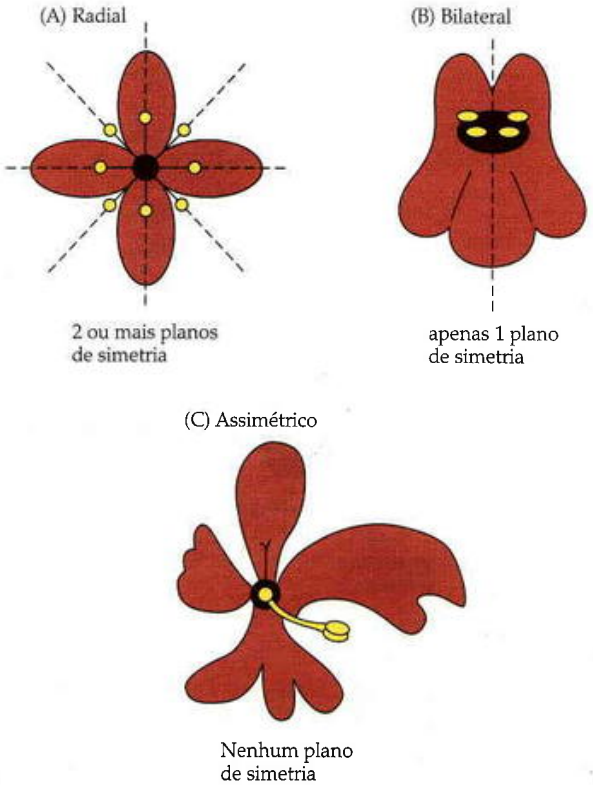


FIGURA 4.18 Padrões de simetria floral.

contém os óvulos. De que forma esse termo difere de *carpelo*, o termo introduzido anteriormente neste capítulo e utilizado ao longo deste livro? Carpelos são as unidades básicas do gineceu; eles podem, obviamente, ser livres entre si ou conatos. Quando distintos, o termo *pistilo* é equivalente em significado ao termo *carpelo*. Se, no entanto, os carpelos estão conatos, os dois termos não são equivalentes porque cada carpelo constitui apenas uma unidade dentro do pistilo, que então é considerado como *composto* (Figura 4.19).

Número de partes As flores podem diferir no número de sépalas, pétalas, estames e carpelos. O número de partes, em geral, pode ser facilmente determinado em uma simples contagem, porém casos extremos de conação, sobretudo dos carpelos, pode tornar a contagem difícil. Além disso, a variação no número de partes entre diferentes flores em um mesmo indivíduo ou entre espécies próximas é um fenômeno bas-

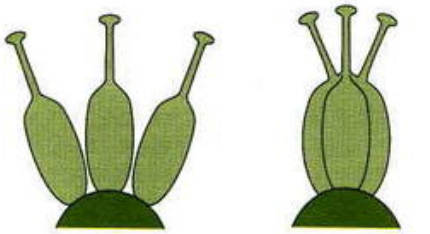


FIGURA 4.19 Diferença entre os termos *carpelo* e *pistilo*.

QUADRO 4A Fórmulas e diagramas florais

Uma **fórmula floral** é um método rápido e eficiente de representar simetria floral, número de partes florais, conação e adnação, inserção e posição do ovário. A fórmula consiste em cinco símbolos, como no exemplo a seguir:

*, K5, C5, A∞, G10

O primeiro símbolo indica o tipo de simetria floral, que pode ser radial (*), bilateral (X) ou assimétrica ($). O segundo item indica o número de sépalas, com "K" significando "cálice" (neste exemplo, K5 significa um cálice de cinco sépalas). O terceiro item indica o número de pétalas, com "C" significando "corola" (neste exemplo, C5 significa uma corola de cinco pétalas). O quarto item, relativo ao androceu, indica o número de estames, com "A" significando "androceu" (neste exemplo, numerosos – o símbolo de infinito é geralmente usado quando o número de estames é maior do que 12). O último item indica o número de carpelos, com "G" significando "gineceu" (neste exemplo, G10 significa um gineceu de 10 carpelos). A linha abaixo do número de carpelos indica a posição do ovário em relação aos demais verticilos florais (neste exemplo, súpero, com a flor hipógina). Se o ovário fosse ínfero (e a flor epígina), a linha teria sido desenhada acima do número de carpelos.

A conação é indicada por um círculo ao redor do número representando as partes envolvidas. Por exemplo, em uma flor com cinco estames monadelfos (i.e., conados pelos seus filamentos), o item do androceu na fórmula floral seria indicado como

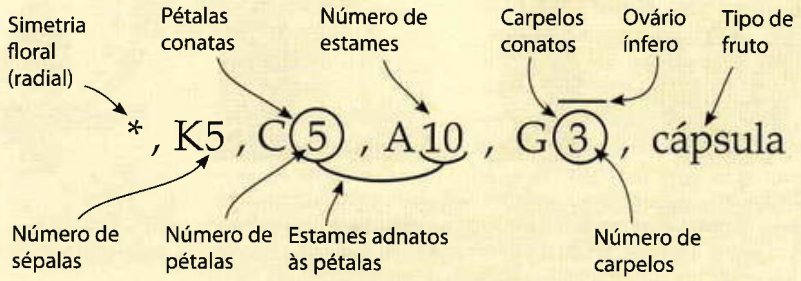
A(5)

O símbolo de adição (+) pode ser usado para indicar diferenciação entre os membros de um mesmo verticilo floral. Por exemplo, uma flor com cinco estames grandes alternando com cinco estames pequenos pode ser indicada como

A5 + 5

A adnação é indicada por uma linha conectando os números representando diferentes verticilos florais. Dessa forma, uma flor com corola simpétala e estames epipétalos – por exemplo, dois estames adnatos às quatro pétalas – teriam os números indicando os itens da corola e do androceu da seguinte forma

C(4), A2



Um exemplo de fórmula floral

A presença de um hipanto (como nas flores perígenas) é indicada da mesma maneira que a adnação:

X, K(5), C(5), A10, G5

Estames estéreis (estaminódios) ou carpelos estéreis (carpelódios ou pistilódios) podem ser indicados pela colocação de um ponto junto ao número indicando o número total de estruturas estéreis. Assim, uma flor com gineceu sincárpico composto de cinco carpelos férteis e cinco estéreis pode ser representada pela fórmula

G(5 + 5•)

A variação no número de partes florais dentro de um táxon é indicada pelo uso de um traço (–) para separar os números mínimo e máximo de peças de um mesmo verticilo. Por exemplo, a fórmula

*, K4 – 5, C4 – 5, A8 – 10, G(3)

representa um táxon com flores com 4 a 5 sépalas e pétalas, e de 8 a 10 estames. Variações dentro de um táxon quanto à conação ou adnação de partes florais são indicadas pelo uso de uma linha pontilhada (ao invés de uma linha contínua):

*, K3, C(3), A6, G1

A falta de uma parte floral específica é indicada pela colocação de um zero (0) na posição apropriada na fórmula floral. Por exemplo, a fórmula floral

*, K3, C3, A0, G(2)

representa uma flor carpelada.

Flores nas quais as partes do perianto não são diferenciadas em cálice e corola (ou seja, flores cujo perianto é formado de tépalas) são representadas por fórmulas nas quais o segundo e terceiro itens (indicando sépalas e pétalas, respectivamente) são combinados em um item único (indicando tépalas). Um hífen (-) é colocado antes e depois desse item, indicando que as categorias do cálice e da corola foram combinadas, e o número é precedido pela letra "T". Por exemplo, uma flor actinomorfa com 5 tépalas, 10 estames e 3 carpelos conatos, com um ovário súpero, pode ser representada como

*, T-5-, A10, G(3)

O tipo de fruto é geralmente listado no final da fórmula floral:

*, T-5-, A10, G(3), cápsula

Uma fórmula floral não representa, de forma alguma, uma finalidade em si mesma; ela é simplesmente um meio conveniente de representar a informação necessária para identificar uma planta. Fórmulas florais também podem ser ferramentas úteis na memorização de características de diversas famílias de angiospermas. Elas são utilizadas extensivamente neste livro (ver Capítulo 9). A construção dessas fórmulas requer uma observação meticulosa de flores individuais e da variação entre as flores de um mesmo indivíduo ou de indivíduos diferentes.

Diagramas florais são secções transversais estilizadas de flores representando os verticilos florais vistos de cima. Da mesma maneira que as fórmulas, os diagramas florais são usados para ilustrar simetria, número de partes e relações entre elas e o grau de conação e/ou adnação. Esses diagramas não podem evidenciar facilmente a posição do ovário. (Para maiores informações sobre diagramas florais, ver Rendle 1925; Porter 1967; Correll e Correll 1982; Zomlefer 1994; Walters e Keil 1995.)

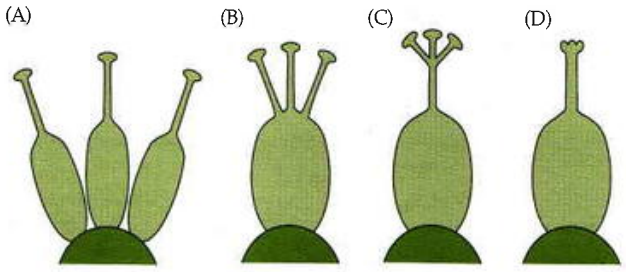


FIGURA 4.20 Três carpelos com diferentes graus de conação. (A) Três ovários, estiletes e estigmas. (B) Um ovário, três estiletes e estigmas. (C) Um ovário e estilete, sendo o último ramificado no ápice e provido de três estigmas. (D) Um ovário e estilete, e três estigmas (ou lobos estigmáticos).

tante comum, também dificultando a contagem de partes. Em muitos casos, é possível contar o número de carpelos conatos pelo número de estiletes, estigmas ou lobos estigmáticos (Figura 4.20). O tipo de placentação (discutida mais adiante neste capítulo) também pode ser útil na determinação do número de carpelos.

A maioria das flores está organizada de acordo com um padrão numérico particular – ou seja, em padrões de três, quatro, cinco ou vários múltiplos destes números. A terminação *-mera*, junto com o prefixo numérico, é usada para indicar o padrão numérico de uma flor. Por exemplo, uma flor pode ter quatro sépalas, quatro pétalas, oito estames e quatro carpelos; neste caso, a flor é descrita como 4-mera (tetrâmera).

Inserção A conexão das partes florais é chamada de **inserção**. As partes florais podem estar ligadas ao receptáculo (ou eixo floral) de diferentes maneiras, sendo que três tipos principais de inserção são tradicionalmente reconhecidos: hipógino, perígino e epígino. A posição do ovário em relação à inserção das demais partes florais também varia, de **súpero** a **ínfero** (Figura 4.21).

As flores em que o perianto e o androceu estão inseridos abaixo do gineceu são chamadas de **hipóginas**; o ovário dessas flores é denominado **súpero**. Já as flores em que uma estrutura cupuliforme ou tubular circunda o gineceu sem, contudo, estar adnata a este, são chamadas de **perígenas**. Em tais flores, o perianto e o androceu estão inseridos nas bordas dessa estrutura, chamada de **hipanto** (também denominada **cúpula** ou **tubo floral**). O ovário dessas flores também é súpero.

Hipantos evoluíram a partir de estruturas variadas, como, por exemplo, do receptáculo floral, ou pela fusão da porção basal do perianto com os estames. Flores nas quais o perianto e os estames aparentam estar inseridos na parte superior do ovário devido à fusão do hipanto (ou das bases do perianto e do androceu) ao ovário são chamadas de **epíginas**. O ovário dessas flores é considerado como ínfero.

Em algumas flores epíginas, o hipanto pode prolongar-se além do ápice do ovário, formando uma cúpula ou tubo ao redor do estilete. Se o hipanto estiver fusionado apenas à porção inferior do ovário, este último é considerado como **semi-ínfero**. O tipo de inserção e a posição do ovário são melhor determinados a partir da visualização da flor em secção longitudinal.

As partes florais componentes de verticilos adjacentes normalmente dispõem-se de forma alternada, e dessa maneira espera-se que uma flor apresente uma pétala, por exemplo, inserida no ponto entre duas sépalas adjacentes. O entendimento desse padrão organizacional pode auxiliar na interpretação do número de partes florais, especialmente quando estas são mascaradas por eventos de conação e adnação.

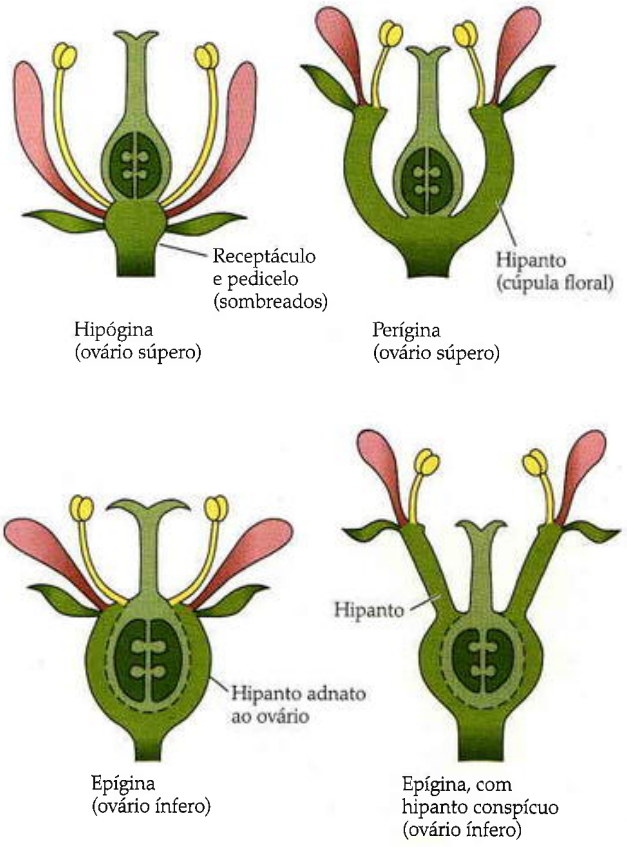


FIGURA 4.21 Tipos de inserção.

O gineceu, ou o gineceu e androceu, ocasionalmente estão dispostos sobre um pedúnculo alongado (o **ginóforo** e o **androginóforo**, respectivamente).

Placentação Os óvulos estão organizados em diferentes padrões dentro do ovário, o que permite o reconhecimento de vários tipos de **placentação**. Os ovários podem conter de uma a várias câmaras, ou **lóculos**. A parede que separa lóculos adjacentes é chamada de **septo**. A **placenta** é a parte do ovário na qual os óvulos estão ligados. Os principais tipos de placentação são ilustrados na Figura 4.22. O número de óvulos não apresenta uma correlação obrigatória com o número de carpelos e placentas ou com o tipo de placentação.

Os tipos de placentação podem ser extremamente úteis na determinação do número de carpelos conatos em uma flor. Se a placentação for **axilar**, o número de lóculos é geralmente indicativo do número de carpelos. Quando a placentação é **parietal**, o número de placentas usualmente equivale ao número de carpelos.

Termos florais diversos A lista a seguir apresenta alguns outros termos relacionados à estrutura floral, comumente encontrados em descrições de plantas.

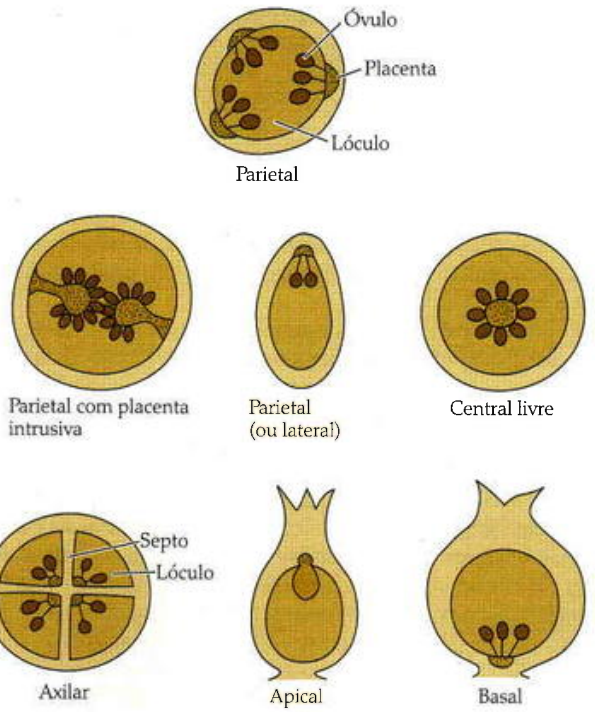


FIGURA 4.22 Tipos de placentação (todas as figuras em secção transversal, exceto as de placentação apical e basal).

Basifixa refere-se a uma estrutura, como uma antera, que está fixa à outra estrutura pela porção basal
Carpelódio carpelo estéril
Centrífugo padrão de desenvolvimento que se inicia no centro e continua gradualmente em direção à periferia
Centrípeto padrão de desenvolvimento que se inicia na periferia e continua gradualmente em direção ao centro
Didínamo possuindo dois estames longos e dois mais curtos
Estaminódio estame estéril
Exsertos expostos, como nos estames que se estendem além dos limites da corola
Insertos ocultos, como nos estames que não ultrapassam os limites da corola
Pistilódio pistilo estéril
Tetradínamo que possui quatro estames longos e dois mais curtos
Versátil refere-se a uma estrutura, como uma antera, que está ligada a outra estrutura em sua porção mediana

Biologia da polinização

Plantas são organismos fixos e por isso dependem de agentes externos para o processo de junção dos gametas. O anterozóide das samambaias nada através da água para alcançar o gameta feminino. As células espermáticas das plantas com sementes, por outro lado, estão contidas nos grãos de pólen e por meio destes são transportadas para o óvulo ou estigma – um processo denominado **polinização**. A polinização das coníferas ocorre principalmente pela ação do vento. A maioria das fanerógamas é polinizada por animais, embora a polinização pelo vento predomine em algumas famílias de grande diversidade e importância ecológica e ocorra esporadicamente em representantes de outras famílias. A polinização pela água é bastante rara.

A polinização tem despertado o interesse desde 1.500 a.C., período em que os babilônios notaram pela primeira vez que as flores da tamareira (*Phoenix dactylifera*, Arecaceae) produzem um "pó" amarelo (pólen). A partir de observações cuidadosas, os babilônios perceberam que esse pó poderia ser aplicado nas flores das palmeiras frutíferas de forma que essas árvores produzissem frutos. Essa importante descoberta possibilitou-lhes aumentar a produção de tâmaras pelo simples ato de espalhar manualmente o pó amarelo nas flores das tamareiras.

A polinização permanece como um processo essencial ao bem-estar da humanidade nos dias atuais. A maioria dos alimentos por nós consumidos provém de cereais (Poaceae) e vagens (Fabaceae), ambos resultantes do processo de polinização. A quase totalidade dos frutos comestíveis, incluindo a maçã, o coco, o figo, o morango e o tomate, não existiriam sem a polinização.

Flores são adaptações para a polinização. A partir de observações cuidadosas da morfologia floral, é possível inferir o provável vetor de pólen desta, como fez Darwin quando previu a existência de uma mariposa em Madagascar com uma probóscide grande o suficiente para alcançar o néctar acumulado nos esporões de 30 cm de comprimento da orquídea *Angraecum sesquipedale* (ver Capítulo 6). A ligação entre coloração e fragrância floral, fenologia, estrutura e recompensa da planta com a capacidade sensorial, comportamento e dieta do animal polinizador é a base da proposição de **síndromes de polinização**. Esta ligação pode ser forte o suficiente de modo que a planta e o polinizador adaptem-se um ao outro. Examinaremos um exemplo dessa **coevolução** envolvendo o gênero de plantas *Yucca* e o seu polinizador, na página 69.

Síndromes de polinização

Polinização pelo vento e pela água Se você andar em uma floresta de pinheiros durante o período de liberação do pólen e cruzar com um curso de água, verá que sua superfície deve estar coberta por uma película amarela do pólen da conífera. Os grãos de pólen de plantas polinizadas pelo vento são geralmente pequenos, leves e apresentam uma superfície lisa; algumas espécies anemófilas, porém, apresentam grãos de pólen largos com espaços internos preenchidos de ar, que reduzem a densidade do grão e permitem que ele flutue melhor. A superfície receptiva ao pólen das coníferas e espécies anemófilas de angiospermas pode ser tanto viscosa quanto uma estrutura longa e em forma de teia para capturar o pólen carregado pelo vento.

Flores polinizadas pelo vento são caracterizadas pela produção de uma quantidade considerável de pólen, facilmente transportado pelas correntes de vento, e pelo eficiente mecanismo de captura desse pólen flutuante. Flores com tais características são pequenas e de perianto reduzido ou ausente (ver, por exemplo, as ilustrações de Betulaceae, Cyperaceae, Fagaceae, Juglandaceae e Poaceae apresentadas no Capítulo 9). Em muitas angiospermas anemófilas, cada flor possui poucos óvulos, e freqüentemente apenas um destes produz sementes.

A polinização pelo vento é um evento pouco comum nos trópicos, especialmente em florestas tropicais de planície. As

florestas temperadas, em contraste, apresentam um predomínio de espécies anemófilas: carvalhos (*Quercus*, Fagaceae), faias (*Fagus*, Fagaceae), nogueiras (*Carya* e *Juglans*, Juglandaceae) e bétulas (*Betula*, Betulaceae) no Hemisfério Norte, e os *Nothofagus* (Notofagaceae) no Hemisfério Sul.

A liberação do pólen nas espécies polinizadas pelo vento em regiões temperadas ocorre no início da primavera, antes do surgimento das novas folhas. Uma floresta sem folhas apresenta poucos obstáculos que possam atrapalhar ou interromper o fluxo de pólen. A liberação de pólen também é programada de forma a evitar condições de alta umidade (evitando a absorção de água pelo pólen, responsável pela redução em sua flutuabilidade) e de chuva (que desloca o pólen para fora das correntes de ar).

O milho (*Zea mays*, Poaceae) é uma espécie que ilustra bem outra característica comum a plantas anemófilas: flores unissexuais. O pólen é formado nas flores estaminadas que ficam no ápice da planta, e os estigmas são o familiar "cabelo", que emerge, plumoso, do topo da espiga. Muitas pessoas sofrem com a polinização pelo vento por causa da febre do feno, uma reação alérgica a proteínas presentes na parede externa do pólen de algumas espécies anemófilas, como as do gênero *Ambrosia* (Asteraceae).

A polinização pela água ocorre somente em cerca de 150 espécies de angiospermas, distribuídas em 31 gêneros e 11 famílias (Cox 1988). Cerca de metade dessas espécies são marinhas ou crescem em águas salobras, e nove dessas famílias são monocotiledôneas. O pólen pode ser transportado abaixo, acima ou na superfície da água. As plantas que se adaptaram à polinização abaixo da superfície da água geralmente possuem pólen filamentoso organizado em fileiras mucilaginosas.

Um dos mais fascinantes e longamente conhecidos exemplos de polinização pela água ocorre em espécies de *Vallisneria* (Hydrocharitaceae). Neste gênero, as plantas são submersas. As flores estaminadas são liberadas pela planta e flutuam na superfície da água, onde finalmente se abrem. Simultaneamente, as flores carpeladas alcançam a superfície pelo crescimento de seus pedúnculos longos e criam uma leve depressão na superfície da água, na qual as flores estaminadas caem e são capturadas. O evento de polinização ocorre logo após esse processo de captura das flores estaminadas pelas flores carpeladas.

Polinização por animais A polinização por animais é considerada um importante fator no sucesso evolutivo das angiospermas. No geral, os animais são mais eficientes no transporte de pólen do que o vento e podem habitar locais de pouco vento (como no interior de uma floresta tropical densa). Eles promovem a polinização cruzada ao deslocar-se entre diferentes plantas. A polinização por animais propiciou a diversificação de muitos grupos de plantas, sendo que esta evolução associada à polinização é particularmente evidente na família Orchidaceae. Muitas espécies dessa diversa e numerosa família são aparentemente separadas entre si pelo isolamento reprodutivo propiciado pela variação na estrutura floral, como veremos no Capítulo 6.

Uma imagem bastante familiar a todos é a presença de abelhas zumbindo ao redor de flores coloridas nos dias quentes de verão. Em uma plantação de maçãs, as abelhas voam de flor em flor coletando pólen em cavidades especializadas presentes nas suas patas e bebendo o néctar açucarado das flores. De volta à colméia, as abelhas convertem o néctar coletado em mel e alimentam as abelhas jovens com o pólen rico em proteínas. Como "retribuição" a estas recompensas nutritivas obtidas, as abelhas polinizam as flores das macieiras. Quando uma abelha sorve o néctar e coleta pólen, parte dos grãos de pólen da flor prende-se aos pêlos do seu corpo. Este pólen é então removido do corpo da abelha pelos estigmas da próxima flor visitada. Sem as abelhas, haveria poucas ou nenhuma maçã, e o mesmo pode ser dito para muitos outros frutos.

Em essência, abelhas e macieiras possuem uma espécie de acordo: as abelhas polinizam as macieiras, e estas recompensam as abelhas com néctar e pólen. O papel da planta neste acordo consiste em produzir adaptações para atrair os polinizadores, explorar sua morfologia e comportamento para concretizar a polinização e garantir que o retorno dos animais polinizadores com o oferecimento de recompensas. Já o papel do polinizador neste acordo consiste em realizar uma polinização eficiente. Às vezes o acordo é quebrado ou pela planta ou pelo animal polinizador. A ausência de recompensas florais em alguns casos de polinização de orquídeas (que são descritos na página 71) representa uma "violação de acordo" por parte da planta. Já no caso do polinizador, alguns insetos, chamados popularmente de ladrões de néctar, danificam uma flor para acessar o néctar sem, contudo, polinizá-la.

Os animais observados visitando uma flor não são necessariamente polinizadores efetivos. Em quatro espécies de *Marcgravia* (Marcgraviaceae) da Costa Rica, por exemplo, foram relatadas visitas de espécies de pequenos morcegos que sorvem o néctar das brácteas florais modificadas em nectários. Os morcegos são polinizadores efetivos dessas espécies, exceto em *M. nepenthoides*, que possui nectários consideravelmente maiores do que as outras espécies do gênero em questão. A distância entre nectários e flores em *M. nepenthoides* sugere que duas espécies de gambás são agentes polinizadores mais eficientes do que morcegos nesta espécie de *Marcgravia* e, portanto, são os seus polinizadores principais (Tschapka e von Helversen 1999).

Muitas flores, mas não todas, polinizadas por um dos tipos principais de animais polinizadores, possuem um conjunto característico de adaptações florais (Tabela 4.1). As flores atraem seus polinizadores com cores e aromas atrativos a estes polinizadores. Insetos, por exemplo, não enxergam no mesmo espectro de luz dos seres humanos; eles são menos sensíveis ao vermelho, mas, em contrapartida, enxergam em comprimentos de onda mais curtos, na faixa do ultravioleta. Dessa forma, flores polinizadas por abelhas geralmente possuem superfícies refletivas ou absorventes em ultravioleta que atraem os insetos e os direcionam para o néctar.

As flores abrem e emitem odores quando os seus polinizadores estão ativos. As mariposas e os morcegos, por exemplo, têm hábitos noturnos. As flores que eles visitam são brancas e liberam seus odores à noite, e dessa forma tornam-se fáceis de serem localizadas na escuridão. Muitas fragrâncias florais são agradáveis para o olfato humano, enquanto outras são fortes e desagradáveis. Por exemplo, as flores de *Weberocereus tunilla* (Cactaceae), uma espécie de cacto epífito em florestas tropicais, liberam uma fragrância descrita como sendo similar à de uma carcaça em decomposição e que atrai morcegos da subfamília Glossophaginae (Tschapka et al. 1999).

TABELA 4.1 Síndromes de polinização

	Características florais				
Polinizador	**Cor**	**Odor**	**Horário de antese**	**Corola**	**Recompensa**
Abelhas	Azul, amarelo, púrpura	Forte, fragrante	Diurno	Plataforma de pouso bilateral	Néctar e/ou pólen
Borboletas	Brilhante; freqüentemente vermelha	Delicado e fraco	Diurno	Plataforma de pouso; às vezes com esporão de néctar	Somente néctar
Mariposas	Branca ou pálida	Forte e adocicado	Noturno ou crepuscular	Segmentada; às vezes com esporão de néctar	Somente néctar
Moscas antófilas	Clara	Fraco	Diurno	Radial, aberta	Néctar e/ou pólen
Moscas necrófagas	Marrom ou púrpura	Forte, similar ao de matéria em decomposição	Diurno ou noturno	Fechada ou aberta	Ausente
Besouros	Geralmente verde ou branca	Forte, variado	Diurno ou noturno	Fechada ou aberta	Néctar e/ou pólen
Pássaros	Brilhante; geralmente vermelha	Ausente	Diurno	Tubular ou pendente; ovário geralmente ínfero	Somente néctar
Morcegos	Esbranquiçada	Forte, almiscarado	Noturno	Flores ou inflorescências vistosas	Néctar e/ou pólen
Mamíferos não-voadores	Pálida e pouco atraente	Ausente a variavelmente forte	Noturno	Robusta, com estiletes e estames exsertos	Néctar e/ou pólen abundante

Flores que são polinizadas por mamíferos não-voadores (ver Tabela 4.1) abrangem uma ampla variação de características florais devido às diferenças na morfologia e no comportamento dos três grupos de mamíferos polinizadores. Flores polinizadas por primatas (como lêmures e macacos) tendem a não produzir odores e a ser particularmente largas para se adequar ao tamanho desses animais. Flores polinizadas por marsupiais estão geralmente localizadas na copa das árvores, e flores polinizadas por roedores tendem a estar próximas do chão e a possuir um odor de levedura (Johnson et al. 2001). Cerca de 60 espécies de mamíferos não-voadores já foram documentadas como polinizadoras de aproximadamente 100 espécies de plantas, sobretudo no Hemisfério Sul (Carthew e Goldingay 1997).

As flores são construídas para adaptarem-se fisicamente aos seus polinizadores e para fornecerem aos mesmos as recompensas apropriadas. As corolas de diversas espécies polinizadas por abelhas possuem guias de néctar – linhas ou marcas que direcionam as abelhas em direção à fonte de néctar. A corola pode formar uma plataforma de pouso que orienta os polinizadores em direção ao néctar e/ou pólen e os força a realizar os movimentos necessários para a polinização. O pólen de diversas espécies polinizadas por animais é coberto por projeções diminutas que se aderem aos pêlos ou penas desses animais (ver Figura 4.48E-H). Enquanto as abelhas consomem tanto pólen quanto néctar, as borboletas, as mariposas e os pássaros são recompensados apenas com néctar. Em alguns casos, os polinizadores não são recompensados, mas sim iludidos no processo de polinização de uma flor.

Espécies de plantas podem ser especializadas para apenas um polinizador ou, contrariamente, ser polinizada por uma ampla gama de animais; neste último caso, as espécies são denominadas **generalistas**. *Acer saccharum* (maple, Sapindaceae), por exemplo, é polinizada tanto pelo vento quanto por animais. *Putoria calabrica* (Rubiaceae), um arbusto anão do Mediterrâneo, é outro exemplo de espécie generalista, sendo polinizada por diversas espécies de moscas e borboletas (Ortiz et al. 2000). Dessa forma, as síndromes de polinização listadas na Tabela 4.1 não devem ser interpretadas como complexos de caracteres que estão intimamente ligados à polinização de um tipo particular de flor por um polinizador único, embora este seja o caso para algumas espécies.

Coevolução entre planta e polinizador

Um dos mais fascinantes casos de polinização por animais é o do gênero *Yucca* (Agavaceae) e seu agente polinizador, uma mariposa do gênero *Tegeticula**. As flores brancas da *Yucca* abrem à noite e atraem as fêmeas da mariposa. Uma vez dentro das flores, as mariposas as polinizam, carregando o pólen para outra planta da mesma espécie em tentáculos especializados abaixo da cabeça e depositando-o na cavidade estigmática (Figura 4.23). A mariposa então usa o ovopositor para penetrar a parede do ovário e deposita seus ovos entre os óvulos. Por fim, logo antes de deixar a flor, a mariposa sobe pelos filamentos do estame, equilibra-se ao colocar a probóscide no topo do filamento e coleta pólen com os seus tentáculos.

A mariposa não se alimenta da flor porque os seus indivíduos adultos não comem; todo o alimento consumido pelo animal ocorre durante sua fase larval. Os seus ovos eclo-

* N. de T. Nome correto do gênero da mariposa, conforme o ISI-WEB OF SCIENCES.

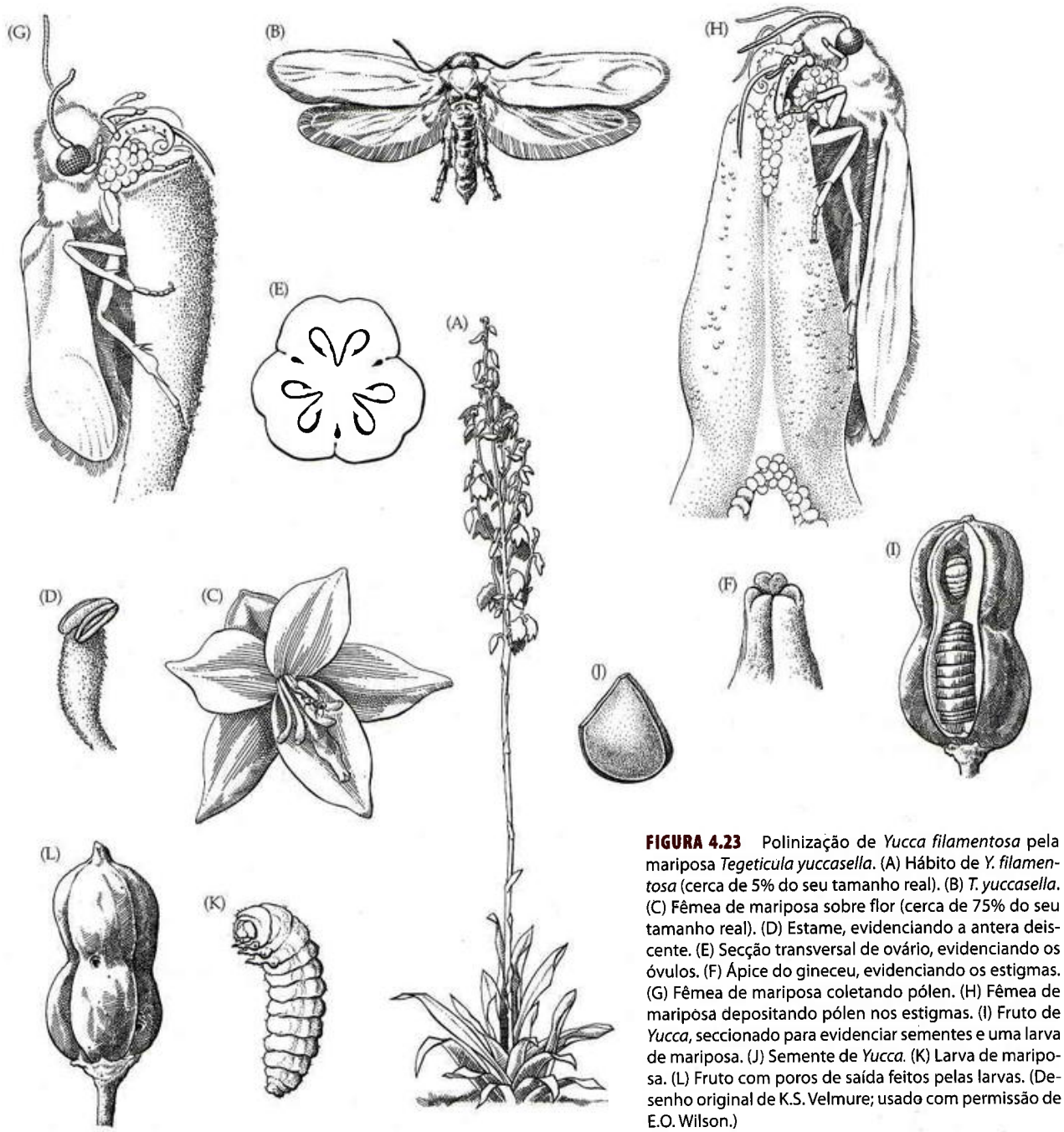


FIGURA 4.23 Polinização de *Yucca filamentosa* pela mariposa *Tegeticula yuccasella*. (A) Hábito de *Y. filamentosa* (cerca de 5% do seu tamanho real). (B) *T. yuccasella*. (C) Fêmea de mariposa sobre flor (cerca de 75% do seu tamanho real). (D) Estame, evidenciando a antera deiscente. (E) Secção transversal de ovário, evidenciando os óvulos. (F) Ápice do gineceu, evidenciando os estigmas. (G) Fêmea de mariposa coletando pólen. (H) Fêmea de mariposa depositando pólen nos estigmas. (I) Fruto de *Yucca*, seccionado para evidenciar sementes e uma larva de mariposa. (J) Semente de *Yucca*. (K) Larva de mariposa. (L) Fruto com poros de saída feitos pelas larvas. (Desenho original de K.S. Velmure; usado com permissão de E.O. Wilson.)

dem no interior do fruto simultaneamente à maturação das sementes, e as larvas consomem algumas, mas não todas as sementes em desenvolvimento. Quando estas larvas ingerem alimento suficiente, elas saem do fruto, caem no chão e enterram-se no solo para transformarem-se em pupas.

A coevolução é evidente nas adaptações da *Yucca* e de *Tegeticula* que facilitam a polinização. A planta produz filamentos claviformes robustos, que a mariposa pode facilmente escalar para coletar pólen. As anteras são posicionadas no topo do filamento, onde ficam facilmente acessíveis para o animal. Os tentáculos da mariposa constituem uma adaptação para a coleta e o transporte de pólen e a deposição deste nas cavidades estigmáticas. O comportamento das mariposas polinizadoras assegura um suprimento alimentar para a sua prole, assim como garante a reprodução da planta da qual sua espécie depende para sobreviver.

Outra estreita relação coevolutiva existe entre as espécies de figo (*Ficus*, Moraceae) e suas vespas polinizadoras. Assim como a associação entre *Yucca* e suas mariposas polinizadoras, figos e vespas de figo são completamente dependentes um do outro. Existem cerca de 750 espécies de figueiras, e a maioria possui a sua espécie particular de vespa polinizadora.

Engodo e recompensas não-nutritivas na polinização das orquídeas

Das 19.500 espécies reconhecidas de orquídeas, aproximadamente 8.000 não oferecem recompensas alimentares aos seus polinizadores. Ao contrário, elas enganam os polinizadores ou fornecem a estes recompensas sem valor nutritivo, como substâncias aromáticas. Algumas orquídeas, assim como espécies variadas de outras famílias, produzem flores arroxeadas ou púrpura com odores que lembram o cheiro de carne em decomposição. Essas flores atraem moscas necrófagas (ver Tabela 4.1), que depositam seus ovos nas flores ao serem iludidas pelo odor e coloração destas, percebendo as flores como fonte de alimento para sua prole. Durante o processo de deposição dos ovos, as moscas se movem entre as flores e as polinizam.

Métodos ainda mais bizarros para promover a polinização evoluíram em algumas espécies de orquídeas tropicais. Veremos outro exemplo de polinização por engodo no Capítulo 6, nas flores de *Ophrys* (Orchidaceae), que estimulam o comportamento reprodutivo de machos de abelhas e vespas sem fornecer recompensas alimentares.

Muitas espécies neotropicais de orquídeas são polinizadas por machos de abelhas Euglossinae. Após emergirem do ninho, os machos voam pela floresta, alimentando-se do néctar de flores variadas e repousando na superfície inferior das folhas ou no interior de flores tubulares. Estas abelhas são atraídas pelos compostos químicos aromáticos de certas espécies de orquídeas que não produzem néctar. Elas raspam a flor na fonte do odor e, no processo de transferir estes compostos para as tíbias das patas traseiras, involuntariamente se envolvem no processo que promove a polinização. Em algumas espécies dos gêneros de orquídea *Gongora* e *Stanhopea*, a abelha fica de cabeça para baixo e desliza para a base da flor de tal forma que entra em contato com o polinário e carrega-o para fora da flor (Figura 4.24) (ver a discussão sobre Orchidaceae no Capítulo 9 para uma descrição da estrutura do polinário). A abelha, então, voa para outra flor da mesma espécie e eventualmente toca a região estigmática desta, onde o polinário aderido a seu corpo é finalmente depositado. Machos de Euglossinae usam as fragrâncias florais coletadas para atrair fêmeas.

A família Orchidaceae é uma verdadeira enciclopédia de síndromes de polinização. Além de abelhas e vespas que fazem pseudocópula, moscas necrófagas e abelhas Euglossinae também são polinizadores comuns de orquídeas, assim como besouros, mariposas, borboletas, mosquitos e pássaros. Não há registros de mamíferos como polinizadores de orquídeas.

Os modos de polinização são citados para a maioria das famílias descritas nos Capítulos 8 e 9.

Evitando a autopolinização

A polinização pode ocorrer em um mesmo indivíduo (**autopolinização**) ou entre indivíduos diferentes (**polinização cruzada**). Há muito se sabe (Darwin 1876) que muitas plantas evitam a autopolinização e, assim, as conseqüências deletérias da depressão endogâmica. Esta barreira à autopolinização pode ser alcançada pela separação física ou temporal dos gametas femininos e masculinos.

A separação espacial dos gametas pode ser alcançada por meio da dioicia ou da monoicia. Já a separação temporal é alcançada quando os estigmas estão receptivos antes da liberação do pólen em uma flor bissexual ou em um indivíduo monóico (**protoginia**), ou quando as anteras liberam o pólen antes do período receptivo dos estigmas (**protandria**). A organização dos estames e dos estigmas e o movimento dos polinizadores também podem limitar a autopolinização.

FIGURA 4.24 *Stanhopea wardii* com *Eulaema* sp., uma abelha Euglossinae polinizadora. A abelha pousa no labelo, que possui uma grande mancha marrom na base e projeções em forma de chifre com pontuações mais escuras próximas da base. A abelha coleta compostos aromáticos produzidos pela flor e, neste processo, desliza contra a coluna branca e salpicada de pontuações escuras (no lado direito da figura). Quando a abelha esbarra no ápice da coluna, entra em contato com o polinário, que se adere ao dorso da abelha em uma posição que permitirá o seu contato com a superfície estigmática da próxima flor de *Stanhopea* visitada pela abelha. A abelha desta foto aparentemente não removeu o polinário ao sair da flor. A polinização nem sempre é bem-sucedida.

Auto-incompatibilidade Outro mecanismo de impedimento à autopolinização é a **auto-incompatibilidade**, ou seja, a inabilidade de uma planta bissexual em produzir zigotos com o seu próprio pólen. A auto-incompatibilidade é controlada geneticamente em muitas espécies de plantas por alelos múltiplos de um gene denominado simplesmente de *S*. Embora um indivíduo diplóide possa carregar apenas dois destes alelos, podem existir centenas de outros alelos nos demais indivíduos da mesma espécie. Se um grão de pólen possui o mesmo alelo de *S* que a planta carpelada, a reprodução não será bem-sucedida. A autopolinização torna-se assim inviável, mas os muitos genótipos de *S* possíveis aumentam as chances de sucesso do cruzamento entre diferentes indivíduos de uma mesma espécie. Vale notar que este mecanismo não apenas previne a autopolinização, mas também cruzamentos entre indivíduos, que por chance, apresentam a mesma combinação de alelos do gene *S*, independentemente do grau de diferenciação genética no restante do genoma.

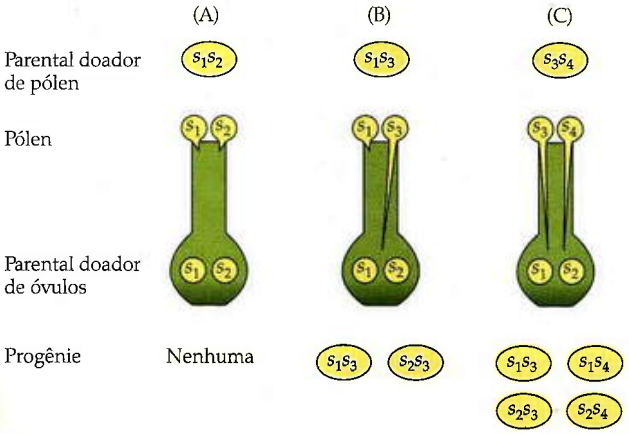


FIGURA 4.25 Conseqüências do sistema de auto-incompatibilidade gametofítico na produção de progênie e na sua variabilidade genética. (Fonte: Lewis 1949.)

Nos casos de **auto-incompatibilidade monomórfica**, não há diferenciação morfológica entre as flores de indivíduos incompatíveis. Duas categorias podem ser reconhecidas dentro desse tipo de auto-incompatibilidade: gametofítica ou esporofítica. Na **auto-incompatibilidade gametofítica**, o sucesso reprodutivo é determinado pelo genótipo do pólen. Se dois indivíduos apresentarem os mesmos alelos de auto-incompatibilidade, a polinização entre eles não será bem-sucedida (Figura 4.25). Se, no entanto, um ou ambos os alelos auto-incompatíveis diferirem, então alguns ou todos os cruzamentos resultarão em zigotos. A auto-incompatibilidade entre o indivíduo parental fornecedor do pólen e o indivíduo parental potencialmente fornecedor dos óvulos é geralmente reconhecida no estilete, onde o tubo polínico, cujo alelo *S* é o mesmo que um dos alelos da planta provedora dos óvulos, simplesmente pára de crescer.

Nos casos de **auto-incompatibilidade esporofítica**, por outro lado, é o genótipo da antera (esporófito) que determina o sucesso reprodutivo dos grãos de pólen. Esta forma de auto-incompatibilidade ocorre em Asteraceae, Brassicaceae e em um número reduzido de outras famílias de angiospermas, sendo menos comum do que a auto-incompatibilidade gametofítica.

Heterostilia **Heterostilia**, ou **auto-incompatibilidade heteromórfica**, é um sistema de auto-incompatibilidade esporofítica que também envolve diferenças estruturais nas flores. A existência de dois morfotipos florais em *Primula* (Primulaceae) já é conhecida há muito tempo. Um desses morfotipos possui um estilete longo e estames curtos, sendo chamado de ***pin*** (alfinete, em inglês, referindo-se ao aspecto de alfinete do estilete). O outro morfotipo apresenta um estilete curto e estames longos que ultrapassam levemente em tamanho o tubo da corola. Este morfotipo é chamado de ***thrum*** (substantivo em Inglês que designa os fiapos da manga de alguns casacos, pela semelhança dos estames com os referidos fiapos) (Figura 4.26A).

Darwin (1877) demonstrou que este heteromorfismo está associado à auto-incompatibilidade: apenas a polinização entre indivíduos de diferentes morfotipos florais é bem-sucedida. O heteromorfismo é governado por um supergene, formado por uma série de genes próximos ou ligados em um

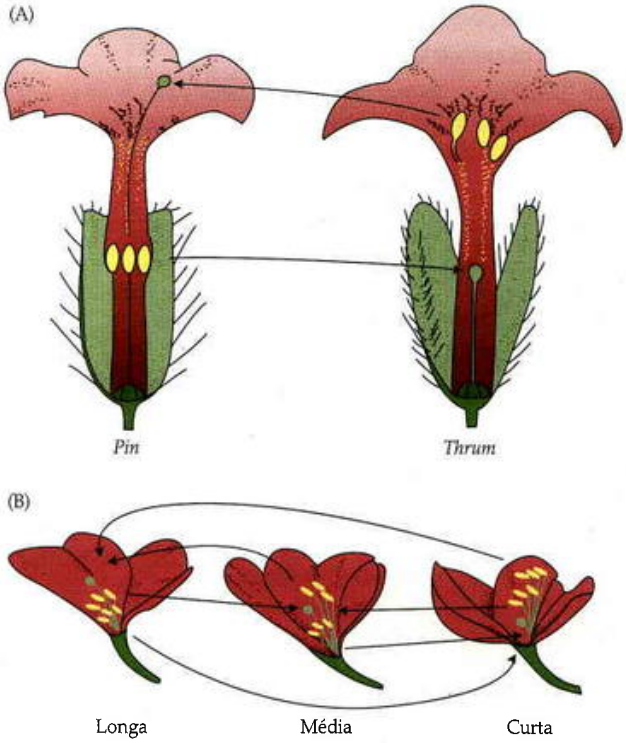


FIGURA 4.26 Heterostilia. (A) Posição recíproca das anteras e do estigma nos morfotipos *pin* e *thrum* de uma planta dístila. (B) As três formas morfológicas de uma planta trístila, em que as anteras e o estigma estão posicionados em três diferentes níveis. As setas indicam as direções de eventos de polinização compatíveis. (Fonte: Ganders 1979.)

cromossomo. Indivíduos do tipo *thrum* são heterozigotos (*Ss*), e indivíduos do tipo *pin* são homozigotos recessivos (*ss*), portanto o cruzamento *pin* x *thrum* gera um número igual de indivíduos de ambos os morfotipos.

O fenômeno da heterostilia é pouco freqüente. É conhecido para 24 famílias e é particularmente comum em Rubiaceae, onde já foi documentado para 90 gêneros. Ele pode ser expresso na forma de dois (distilia; Figura 4.26A) ou três (tristilia; Figura 4.26B) morfotipos florais. A distilia, como em *Primula* e diversas Rubiaceae, é consideravelmente mais comum que a tristilia, que é conhecida para apenas três famílias (Lythraceae, Oxalidaceae e Pontederiaceae).*

Inflorescências, frutos e sementes

Uma **inflorescência** pode ser definida como o "sistema caulinar que atua na formação de flores e que é modificado apropriadamente para esta função" (Troll 1964, traduzido por Weberling 1989: 201). A organização das flores em uma planta (forma e posição da inflorescência) é importante na identificação rotineira, assim como na determinação de relações filogenéticas. A categorização dos diferentes tipos de

* N. de T. Em português, o morfo floral *pin* é denominado flor **longistila**; o morfo *thrum* é denominado flor **brevistila**. Nas flores tristílicas, são encontradas flores longistilas, brevistilas, e existe ainda um morfo com estilete de comprimento médio que em português é denominado flor **mesostila**.

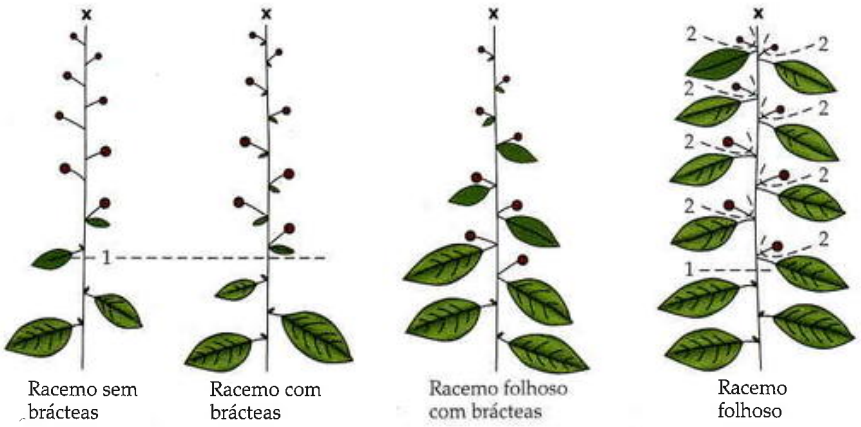


FIGURA 4.27 Inflorescências (neste caso, racemos) subtendidos por diferentes tipos de folhas ou brácteas. Formas com e sem brácteas são freqüentemente denominadas racemos terminais devido à delimitação arbitrária de inflorescências a partir da região vegetativa correspondente ao ponto 1 na figura. Racemos folhosos são geralmente considerados como formados por flores axilares e solitárias devido à delimitação arbitrária de inflorescências a partir da região vegetativa correspondente ao ponto 2.

inflorescência, no entanto, tem sido alvo de confusão devido à separação arbitrária entre as porções da planta portando flores e suas regiões vegetativas adjacentes (Figura 4.27).

Dois tipos principais e antagônicos de inflorescências ocorrem em angiospermas. Nas inflorescências **determinadas** (ou **monotélicas**), o eixo principal da inflorescência apresenta uma flor terminal; nas inflorescências **indeterminadas** (ou **politélicas**), a zona de crescimento produz apenas flores laterais ou inflorescências parciais (agrupamentos de flores). Inflorescências determinadas e indeterminadas típicas estão ilustradas na Figura 4.28 (ver também Weberling 1989).

A seqüência de florescimento em uma inflorescência determinada geralmente inicia-se com a flor terminal no topo (ou centro) do agrupamento de flores, enquanto nas inflorescências indeterminadas, a seqüência geralmente começa na base (ou fora) desse agrupamento. Inflorescências determinadas são geralmente ancestrais em relação às inflorescências indeterminadas, e formas transicionais entre ambas são conhecidas. Diversos tipos de inflorescências determinadas e indeterminadas já foram descritos com base nos seus padrões de ramificação.

Um dos tipos mais comuns de inflorescências determinadas é a **cimeira** (ou tirso determinado), na qual os ramos laterais são geralmente compostos de unidades com três flores cada e opostos entre si (Figura 4.29). As cimeiras podem assumir variados formatos devido às diferenças em seu padrão de ramificação. Se os ramos da inflorescência são inicialmente monopodiais – ou seja, produzem diversos entrenós antes de terminar em uma flor –, uma cimeira paniculiforme é gerada, a qual pode dar origem a uma cimeira racemosa a partir de reduções subseqüentes.

Os ramos laterais (paracládios) de cimeiras típicas ou de cimeiras paniculadas podem ser organizados alternadamente ou opostos dois a dois. Cimeiras **escorpióides** ou **helicóides** são particularmente distintas pela sua forma enrolada, resultante do aborto de uma das três flores de cada unidade da inflorescência.

Os tipos mais comuns de inflorescências indeterminadas são os racemos, as espigas, os corimbos e as panículas (Figura 4.30). Um **racemo** é uma inflorescência com um único eixo portando flores pediceladas; uma **espiga** é bastante similar, di-

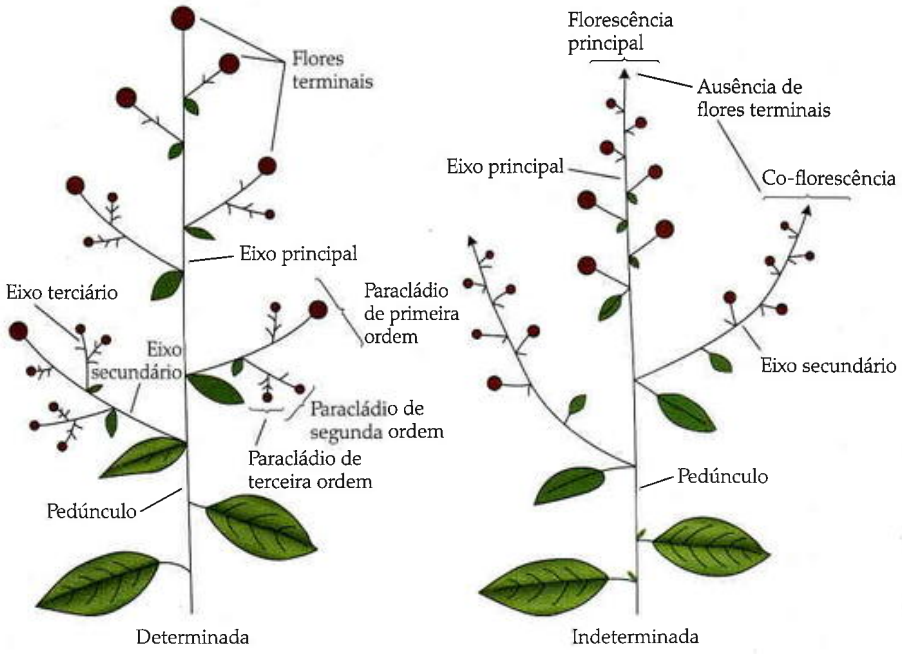
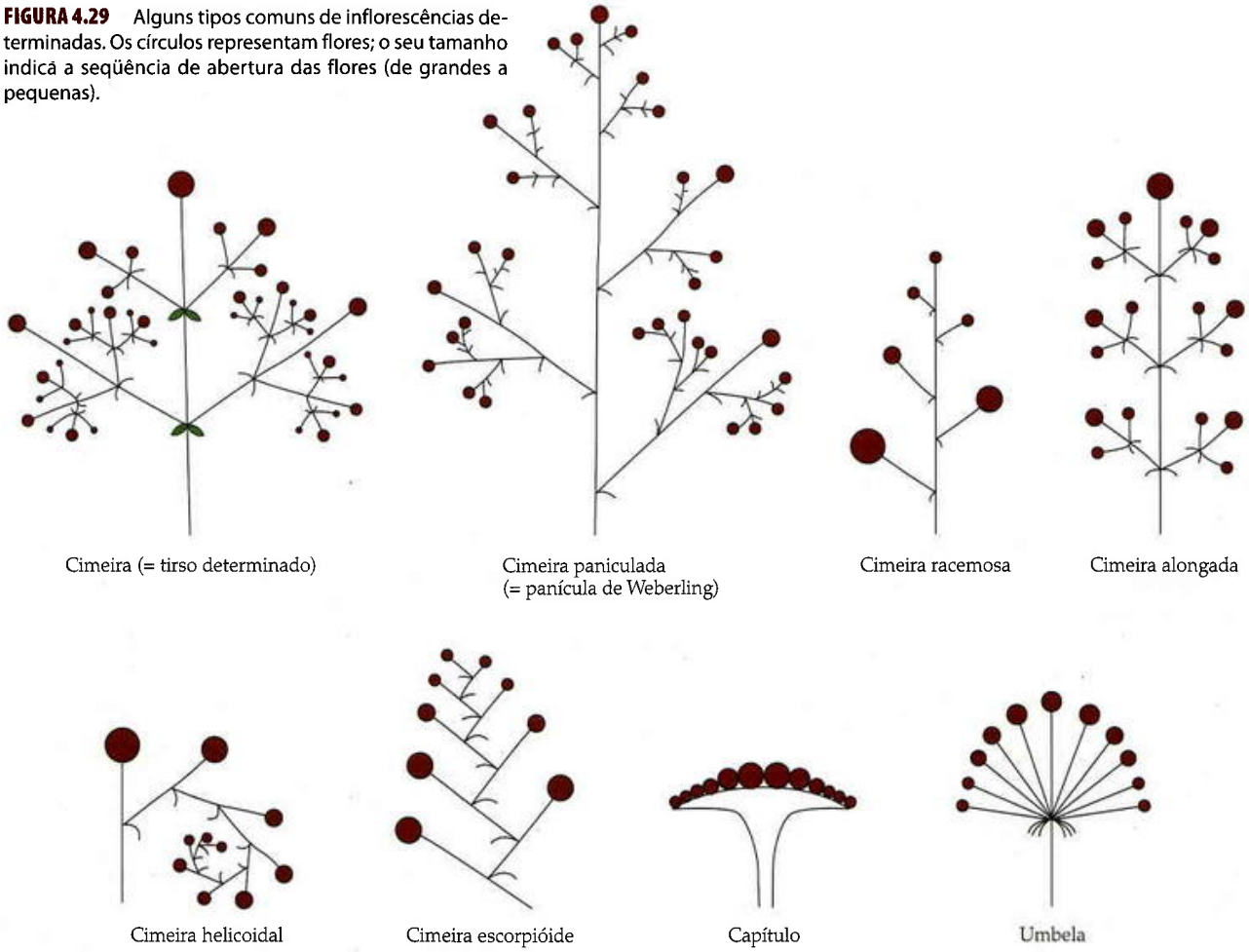


FIGURA 4.28 Representação esquemática de inflorescências determinada e indeterminada típicas. Os círculos representam flores; o seu tamanho indica a seqüência de abertura das flores (de grandes a pequenas). As unidades individuais de inflorescências determinadas são denominadas paracládios; uma inflorescência indeterminada é formada pela florescência principal e pelas florescências secundárias (co-florescências). (Ver também Weberling 1989.)

FIGURA 4.29 Alguns tipos comuns de inflorescências determinadas. Os círculos representam flores; o seu tamanho indica a seqüência de abertura das flores (de grandes a pequenas).



ferindo pelo fato de as flores serem sésseis (sem pecíolo). Em contraste, um **corimbo** é um racemo com os pedicelos das flores mais basais alongados, o que resulta na disposição de todas as flores em um mesmo plano. Uma **panícula** é simplesmente um racemo composto – ou seja, uma inflorescência indeterminada que possui duas ou mais ordens de ramificação, com cada eixo portando flores ou novos eixos de ordem superior. Racemos ou cimeiras axilares podem apresentar um comprimento bastante reduzido, resultando assim em um fascículo.

Tanto **capítulo** quanto **glomérulo** são densos aglomerados terminais de flores sésseis. Esses tipos de inflorescências podem resultar da agregação de flores tanto de inflorescências determinadas quanto indeterminadas. Em um capítulo determinado, as flores periféricas são as primeiras a abrir (compare as Figuras 4.29 e 4.30). Uma **umbela** é uma inflorescência em que todas as flores geralmente possuem pedicelos de tamanhos similares e que surgem de uma região única no ápice do eixo da inflorescência. Umbelas são geralmente indeterminadas, mas também podem ser determinadas (ver Figuras 4.29 e 4.30).

Inflorescências simples, como racemos, espigas, umbelas e capítulos, possuem um único eixo (ou seja, apenas uma ramificação de primeira ordem). Já as inflorescências compostas (p. ex., racemos e umbelas compostos, cimeiras, tirsos e panículas) possuem ramificações de segunda ou mais ordens.

O termo **amento** é usado para descrever qualquer inflorescência alongada composta de numerosas flores, inconspícuas e polinizadas pelo vento. Este termo é impreciso quanto à ordem de ramificação e ao arranjo floral: amentos podem ser tanto simples quanto compostos, e também ser estruturas determinadas ou indeterminadas.

A maioria das inflorescências e flores solitárias origina-se de ramos jovens, mas algumas se originam de folhas (produzindo flores ou inflorescências **epifilas**) ou em ramos velhos e/ou troncos (produzindo flores ou inflorescências **caulifloras**). A epifilia geralmente (mas não sempre) é resultado do deslocamento da gema durante sua ontogenia. Nos estágios iniciais de crescimento, as células abaixo do primórdio jovem da gema floral e do primórdio foliar adjacente dividem-se ativamente, fazendo com que a gema e a folha desenvolvam-se como uma única unidade. Por outro lado, a caulifloria é causada pelo desenvolvimento tardio das inflorescências, que irrompem através dos ramos ou tronco velhos.

Por vezes, as inflorescências são modificadas para escalar outras plantas ao tornarem-se alongadas e enrolarem-se ou desenvolvem porções adesivas, formando assim as **gavinhas**. (As gavinhas, obviamente, podem também evoluir a partir de folhas, e ramos lianescentes podem ser similares a gavinhas).

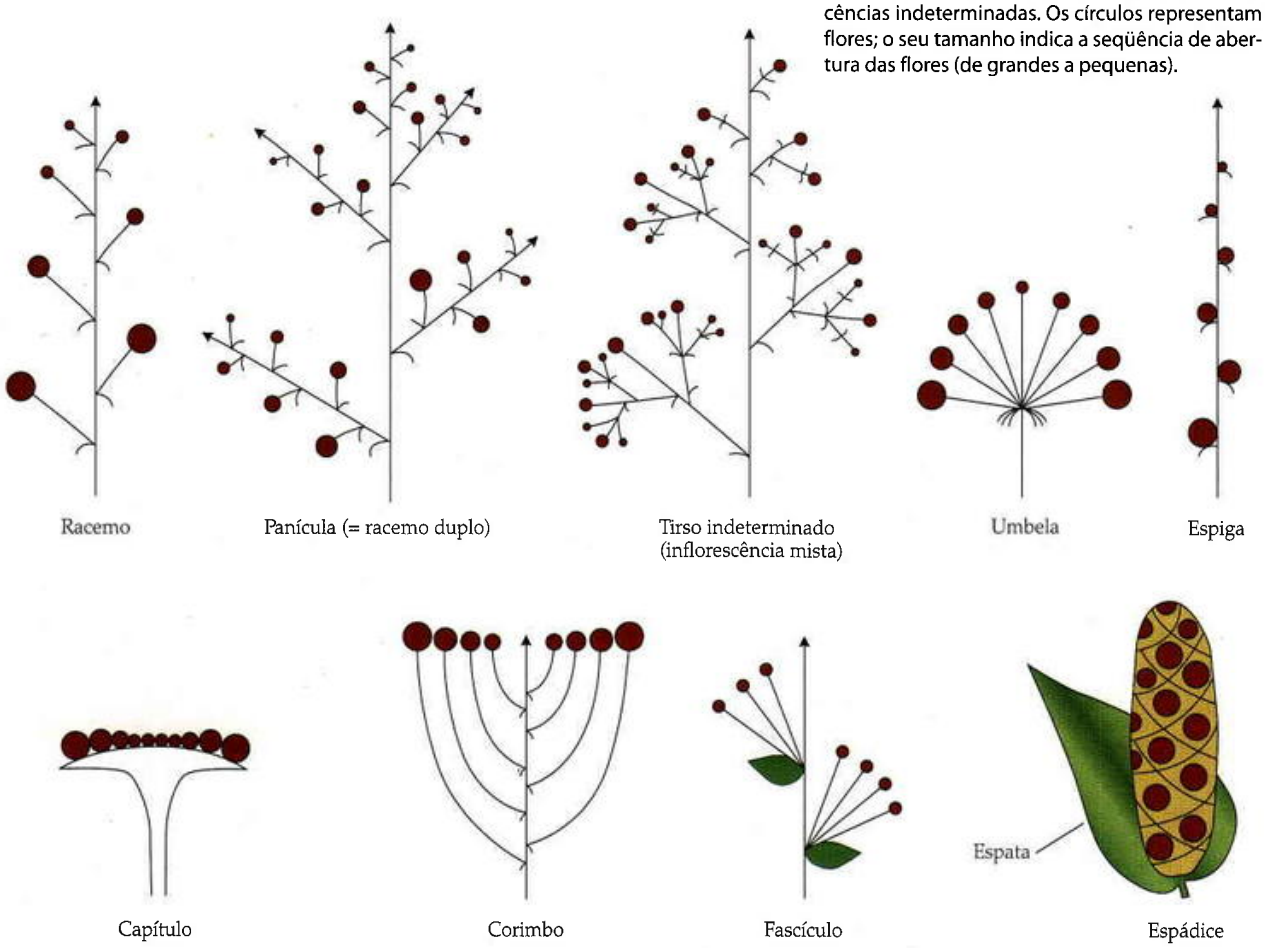


FIGURA 4.30 Alguns tipos comuns de inflorescências indeterminadas. Os círculos representam flores; o seu tamanho indica a seqüência de abertura das flores (de grandes a pequenas).

Tipos de frutos

O **fruto** é um ovário maduro, juntamente com suas estruturas acessórias (hipanto ou partes do perianto). A enorme diversidade de tamanhos, formas, texturas, modos de abertura e anatomia entre os frutos desafia os sistematas de plantas há muito tempo, e, como resultado, vários tipos de fruto já foram propostos.

Todo e qualquer sistema de classificação de frutos tem de lidar com dificuldades consideráveis. O principal problema está na complexa e muitas vezes contínua variação observada na estrutura do fruto; van der Pijl (1972: 17) concluiu que "o fruto é versátil demais e tem aspectos em excesso para ser dividido em categorias estritas". Além disso, complexidades adicionais advêm da recorrente evolução paralela/convergente de estruturas associadas ao fruto; frutos funcionalmente similares surgiram independentemente em diferentes linhagens de angiospermas a partir de tipos similares e tipos diferentes de gineceu. Há casos também em que outras partes da flor (e até mesmo estruturas vegetativas associadas), além do gineceu maduro, podem originar uma parte funcional do fruto. Exemplos dessas **estruturas acessórias** incluem o receptáculo carnoso e expandido do morango (*Fragraria*, Rosaceae), o perianto carnoso de espécies de *Coccoloba* (Polygonaceae), o cálice alado de *Dipterocarpus* (Dipterocarpaceae) e os eixos de inflorescência carnosos do figo (*Ficus*, Moraceae). Por fim, frutos tropicais têm recebido pouca atenção em muitas classificações tradicionais de frutos.

Neste livro, optamos por adotar um sistema artificial de termos descritivos de frutos, baseado na tradicional classificação de frutos proposta por Gray (1877). Esse sistema tem sido largamente utilizado e é baseado na textura do **pericarpo**, ou parede do fruto (carnoso, seco ou duro), no padrão de **deiscência** ou **indeiscência** (tipo de abertura do fruto, ou ausência desse fenômeno), na forma e tamanho do fruto e no número de carpelos e óvulos.

Frutos simples (aqueles originados de uma flor única) são divididos em duas categorias: (1) aqueles formados por um carpelo simples ou mais carpelos fusionados e (2) aqueles formados a partir de carpelos separados de um gineceu único (**frutos agregados**). As unidades individuais de um fruto agregado podem constituir qualquer um dos tipos básicos de fruto na lista que se segue a esta discussão. Por exemplo, o fruto de *Magnolia* (Magnoliaceae) é um agregado de folículos, o de *Annona* (araticum, fruta-do-conde, Annonaceae) é um agregado de bagas e o de *Rubus* (amora-do-mato, Rosaceae) é um agregado de drupas.

Se o fruto é formado pelo gineceu de duas ou mais flores próximas, é chamado de **fruto múltiplo**. Da mesma

forma que em frutos agregados, os frutos individuais que o compõem podem constituir qualquer um dos tipos básicos de fruto que estão listados após esta discussão. Por exemplo, o fruto do abacaxi (*Ananas*, Bromeliaceae) é um múltiplo de bagas, o da amora (*Morus*, Moraceae), um múltiplo de drupas, e o do plátano (*Platanus*, Platanaceae), um múltiplo de aquênios. O uso de termos adicionais, quando necessário (p. ex., esquizocarpos drupáceos, esquizocarpos alados ou samaróides, cápsula carnosa 1-seminada), é por nós encorajado.

Esta classificação é apresentada na forma de uma chave para uma série de definições. Embora este sistema seja assumidamente arbitrário, a chave e as descrições apresentadas têm se mostrado úteis para o ensino e em trabalhos florísticos. (Para informações mais detalhadas sobre tipos de frutos, ver Judd 1985; Weberling 1989; Spjut 1994.)

aquênio fruto pequeno, indeiscente e seco, com apenas uma semente protegida por uma parede fina e adpressa; também está incluído nesta categoria o fruto tipo **cipsela**. Exemplos: *Bidens, Carex, Ceratophyllum, Clematis, Cyperus, Ficus, Fragraria, Helianthus, Medicago* (alguns), *Ostrya, Petiveria, Polygonium, Ranunculus, Rhynchospora, Rosa* (aquênios imersos em um receptáculo carnoso), *Rumex, Sagittaria, Taraxacum, Trifolium* (alguns), *Vernonia.* (Ver Figuras 4.31A,B, 9.17, 9.58, 9.80 e 9.146)

baga fruto indeiscente e carnoso, com uma ou poucas a muitas sementes. A porção carnosa pode ser ± homogênea, ou a parte externa pode ser mais dura, rígida ou coriácea; septos estão presentes em alguns frutos desse tipo, e as sementes podem ser ariladas (com uma expansão carnosa do funículo), ou possuir uma testa carnosa. Exemplos: *Actinidia, Annona, Averrhoa, Cananga, Citrus, Cucurbita, Eugenia, Litchi, Miconia, Musa* (algumas), *Opuntia, Passiflora, Phoenix, Punica, Sideroxylon, Smilax, Solanum, Tamarindus, Vaccinium, Vitis.* (Ver Figuras 4.31G,H, 9.12, 9.48, 9.52, 9.63, 9.100, 9.108 e 9.121.)

cápsula fruto seco, raramente carnoso, formado por um gineceu 2 a pluricarpelado que se abre de diferentes formas para liberar as sementes. Frutos desse tipo podem ter desde um a muitos lóculos; se 2-locular, então a separação não é persistente. Exemplos: *Aesculus, Allium, Antirrhinum, Argemone, Aristolochia, Begonia, Blighia, Campsis, Clusia, Echinocystis, Epidendrum, Eucalyptus, Euonymus, Hibiscus, Hypericum, Ipomoea, Justicia, Lachnanthes, Lagerstroemia, Lecythis, Lyonia, Momordica, Oxalis, Papaver, Portulaca, Rhododendron, Swietenia, Triodanis, Viola.* (Ver Figuras 4.31S, 9.32, 9.51, 9.55, 9.62, 9.71, 9.73, 9.109, 9.115, 9.116, 9.131 e 9.134.)

cápsula indeiscente fruto seco e indeiscente, com poucas a muitas sementes. Exemplos: *Adansonia, Arachis, Bertholletia, Cassia* (algumas), *Crescentia, Kigelia, Medicago* (alguns), *Thespesia* (algumas).

cariopse (grão) fruto seco, pequeno e indeiscente com uma parede fina e parcialmente fundida a uma semente única. Exemplos: a maioria das Poaceae. (Ver Figuras 4.31C,D, 9.39 e 9.40.)

drupa fruto carnoso e indeiscente no qual a parte externa é mais ou menos macia (a ocasionalmente coriácea ou fibrosa) e a parte central contém um ou mais caroços pétreos (**pirênios**) envolvendo as sementes. Exemplos: *Aegle, Arctostaphylos, Celtis, Clerodendrum, Cocos, Cordia, Cornus, Ilex, Juglans, Licania, Melia, Myrsine, Nectandra, Prunus, Psychotria, Roystonea, Rubus, Sabal, Scaveola, Syagrus, Terminalia, Toxicodendron.* (Ver Figuras 4.31L,M, 9.13, 9.82, 9.95, 9.113, 9.130 e 9.137.)

drupa deiscente fruto com uma casca externa seca ou fibrosa a carnosa ou coriácea que se separa ou abre tardiamente, expondo um ou mais caroços nucóides recobrindo a(s) semente(s). Exemplos: *Carya, Rhamnus* (alguns), *Sageretia.* (Ver Figura 9.96.)

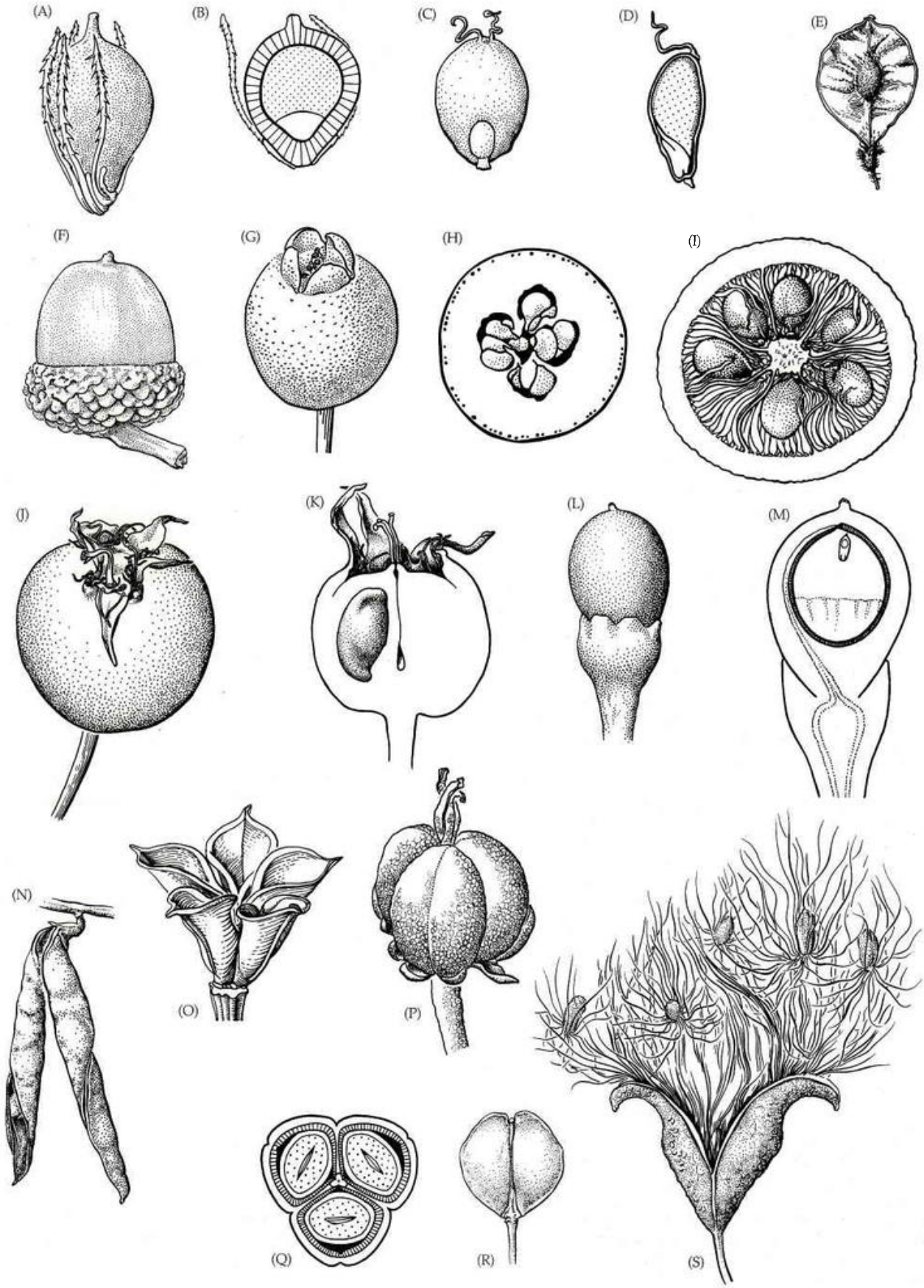
esquizocarpo fruto seco, raramente carnoso, derivado de um gineceu com dois ou mais carpelos que se divide em segmentos (**mericarpos**) com uma ou algumas sementes cada. Estes mericarpos também podem ser designados como samaróides, aquenióides, drupóides e assim por diante. Exemplos: *Acer, Apium, Cephalanthus, Croton, Daucus, Diodia, Erodium, Euphorbia, Glandularia, Gouania, Heliconia, Heliotropium, Lamium, Lycopus, Malva, Ochna, Oxypolis, Salvia, Sida, Verbena.* (Ver Figuras 4.31P,Q, 9.67, 9.68, 9.112, 9.125, 9.135 e 9.139.) Frutos que apresentam fusão tardia de seus ápices não são considerados esquizocarpos – por exemplo, *Asclepias* (folículos), *Sterculia* (folículos), *Ailanthus* (sâmaras), *Simarouba* (drupas), *Pterygota* (sâmaras).

folículo fruto seco, raramente carnoso, originado de um carpelo simples e que se abre ao longo de uma única fenda longitudinal; as sementes podem ser ariladas ou com uma testa carnosa. Exemplos: *Akebia, Alstonia, Aquilegia, Asclepias, Caltha, Grevillea, Magnolia, Nerium, Paeonia, Sterculia, Zanthoxylum.* (Ver Figuras 4.31O, 9.47, 9.61, 9.126 e 9.127.)

legume fruto derivado de um carpelo único que se abre ao longo de duas fendas longitudinais. Exemplos: muitas Fabaceae. (Ver Figuras 4.31N, 9.74, 9.75 e 9.76.)

lomento fruto seco originado de um carpelo único que se fragmenta transversalmente em segmentos 1-seminado. Exemplos: *Aeschynomene, Desmodium, Sophora.*

FIGURA 4.31 Alguns tipos comuns de frutos. (A) Aquênio com papus persistente, *Scirpus tabernaemontani.* (B) O mesmo fruto em secção longitudinal. O pericarpo é indicado pela área hachurada, o endosperma, pela área pontilhada, e o embrião, pela área central não-sombreada; a testa da semente é muito fina para ser ilustrada. (C) Cariopse (grão), *Panicum clandestinum.* (D) O mesmo fruto em secção longitudinal, com o embrião à esquerda e o endosperma indicado pelo pontilhado. (E) Sâmara, *Ulmus rubra.* (F) Noz com cúpula contendo uma única semente, *Quercus alba.* (G) Baga, *Mosiera longipes.* (H) A mesma baga em secção transversal, evidenciando as sementes numerosas. (I) Baga de *Poncirus trifoliata* em secção transversal, com as sementes envoltas em uma polpa. (J) Pomo de *Amelanchier laevis.* (K) O mesmo fruto em secção longitudinal; observe o ovário ínfero e a semente (à direita). (L) Drupa com cúpula, *Sassafras albidum.* (M) O mesmo fruto em secção longitudinal; note o embrião com cotilédones grandes e carnosos, plúmula e radícula. O endocarpo é indicado pela área hachurada. (N) Legume já aberto, *Vicia ludoviciana.* (O) Folículos originados a partir de uma flor 5-carpelar, *Caltha palustris.* (P) Esquizocarpo, *Croton linearis.* (Q) O mesmo fruto em secção transversal, evidenciando três sementes. (R) Síliqua, *Lepidium virginicum.* Note que o fruto se abrirá ao longo do septo mediano para liberar as sementes. (S) Cápsula aberta com sementes sendo liberadas, *Salix caroliniana.* (Compilada a partir de diversas ilustrações de "Generic Flora Illustrations", cortesia de Carroll Wood.)


(A)
(B)
(C)
(D)
(E)
(F)
(G)
(H)
(I)
(J)
(K)
(L)
(M)
(N)
(O)
(P)
(Q)
(R)
(S)

Chave para Identificação de Tipos de Frutos[a]

1. Fruto originado a partir de uma única flor . . . 2
1. Fruto originado de várias flores agrupadas . . . **Fruto múltiplo**
[vá para 3 e corra a chave considerando o fruto todo como uma unidade individual]
2. Fruto único (carpelo solitário ou vários carpelos fusionados) . . . **Fruto simples** [vá para 3]
2. Muitos frutos livres (muitos carpelos e livres entre si) . . . **Fruto agregado**
[vá para 3 e corra a chave baseando-se nas unidades individuais do fruto]
3. Fruto que não se abre (indeiscente) . . . 4
3. Fruto que se abre (deiscente) . . . 13
4. Fruto carnoso (ao menos em parte) . . . 5
4. Fruto seco . . . 8
5. Fruto de textura mais ou menos homogênea (exceto pelas sementes), completamente carnoso . . . **Baga**
5. Textura do fruto heterogênea . . . 6
6. Parte externa do fruto firme, rígida ou coriácea; parte interna mais macia . . . **Baga**
6. Parte externa do fruto ± macia; parte interna papirácea, cartilaginosa ou rígida . . . 7
7. Centro do fruto com 1 ou mais caroços duros (pirênios) recobrindo as sementes; ovário ínfero ou súpero . . . **Drupa**
7. Centro do fruto com estruturas papiráceas ou cartilaginosas recobrindo as sementes; ovário ínfero . . . **Pomo**
8. Fruto com várias a muitas sementes . . . **Cápsula indeiscente**
8. Fruto geralmente com 1 semente . . . 9
9. Fruto alado . . . **Sâmara**
9. Fruto não-alado . . . 10
10. Pericarpo espesso e pétreo; fruto geralmente grande . . . **Noz**
10. Pericarpo fino; fruto menor . . . 11
11. Pericarpo frouxo e livre da semente . . . **Utrículo**
11. Pericarpo firme, adjacente ou fusionado à semente . . . 12
12. Pericarpo firme e adjacente, mas não fusionado à semente . . . **Aquênio**
12. Pericarpo adnato (fusionado) à semente . . . **Cariopse (grão)**

[a]Ver Apêndice 2 para uma explicação sobre chaves dicotômicas.

noz fruto seco, indeiscente e relativamente grande, com uma parede espessa e pétrea envolvendo uma semente única. Exemplos: *Brasenia, Castanea, Corylus, Dipterocarpus, Fagus, Nelumbo, Quercus, Shorea.* (Ver Figuras 4.31F, 9.91.)

pomo fruto carnoso e indeiscente, no qual a parte externa é macia e a parte central contém estruturas papiráceas ou cartilaginosas envolvendo as sementes. Exemplos: a maioria das Rosaceae, tribo Pyreae. (Ver Figuras 4.31J,K, 9.81.)

sâmara fruto seco, indeiscente e alado contendo uma (raramente duas) semente(s). Exemplos: *Ailanthus, Betula, Casuarina, Fraxinus, Liriodendrum, Myroxylon, Ptelea, Stigmaphyllon, Ulmus.* (Ver Figuras 4.31E, 9.85 e 9.93.)

síliqua fruto originado de um gineceu bicarpelar, no qual as duas valvas separam-se a partir de um septo mediano persistente (disposto ao redor de uma estrutura em forma de moldura, o replo, no qual as sementes estão ligadas). Exemplos: diversas Brassicaceae. (Ver Figuras 4.31R e 9.102.)

utrículo fruto pequeno, seco, indeiscente, com uma parede fina e membranácea que é frouxa e não-ligada com a sua única semente. Exemplos: *Amaranthus* (alguns), *Chenopodium, Lemna, Limonium.* (Ver Figura 9.54.)

Sementes

A **semente** é um óvulo maduro que contém um embrião e freqüentemente tecidos nutritivos (endosperma, perisperma). O **endosperma** é um tecido geralmente triplóide gerado pela união dos dois núcleos da célula central do gametófito feminino (núcleos polares) com uma célula espermática (ver a seção sobre embriologia na página 87). O endosperma pode ser **homogêneo** (uniforme em textura) ou **ruminado** (segmenta-

13. Fruto originado de um carpelo único 14
13. Fruto originado de um gineceu 2 a multicarpelar 16
14. Fruto deiscente ao longo de uma única sutura (fenda) . . . . . **Folículo**
14. Fruto deiscente por duas ou mais suturas longitudinais, ou abrindo-se por suturas transversais. 15
15. Suturas longitudinais. . . . . **Legume**
15. Suturas transversais, com o fruto separando-se em segmentos com 1 semente cada . . . . . **Lomento**
16. Fruto com uma casca externa seca/fibrosa a papirácea ou carnosa que se abre precoce ou tardiamente; centro do fruto com caroço(s) pétreo(s) recobrindo a (s) semente(s) . . . . . **Drupa deiscente**
16. Fruto sem caroço(s) pétreo(s) recobrindo a(s) semente(s), abrindo-se totalmente ou dividindo-se em segmentos com 1 semente cada 17
17. Fruto dividindo-se em segmentos com 1 a poucas sementes cada (mericarpos). . . . . **Esquizocarpo**
17. Frutos abrindo-se integralmente e liberando as sementes 18
18. Fruto 2-locular, com as duas valvas separando-se a partir de um septo fino ao redor da borda no qual as sementes estão ligadas . . . . . **Síliqua**
18. Fruto com 1 ou vários lóculos, septos não persistentes quando o fruto é 2-locular . . . . . **Cápsula** [vá para 19]
19. Deiscência circuncisa (abrindo-se transversalmente), com o topo do fruto destacando-se como uma tampa . . . . . **Cápsula circuncisa (pixídio)**
19. Deiscência não circuncisa 20
20. Fruto abrindo-se por poros, valvas ou dentes 21
20. Frutos abrindo-se longitudinal ou irregularmente 22
21. Frutos abrindo-se por uma série de dentes apicais. . . . . **Cápsula denticida**
21. Cápsula abrindo-se por poros ou valvas (geralmente próximas do ápice) . . . . . **Cápsula poricida**
22. Frutos abrindo-se irregularmente . . . . . **Cápsula anomalicida**
22. Frutos abrindo-se longitudinalmente 23
23. Valvas separando-se a partir dos septos (partições entre os lóculos) . . . . . **Cápsula septífraga**
23. Valvas permanecendo ligadas ao septo (ao menos parcialmente). 24
24. Frutos abrindo-se nos septos . . . . . **Cápsula septicida**
24. Frutos abrindo-se entre os septos e dentro dos lóculos do ovário, ou fruto 1-locular . . . . . **Cápsula loculicida**

do por fissuras e dobraduras, que crescem para dentro a partir da testa da semente). Ele pode conter amido, óleos, proteínas, oligossacarídeos e/ou hemicelulose, e, quanto à consistência, pode variar desde rígido e seco a macio e carnoso. O **perisperma** é um tecido nutritivo diplóide especializado, derivado do megasporângio.

A semente é recoberta pelo **envoltório da semente**, que se desenvolve a partir do(s) tegumento(s). As características anatômicas desse envoltório são bastante variáveis. A **testa** desenvolve-se a partir do tegumento externo, e o **tégmen,** do tegumento interno. Os prefixos *exo-*, *meso-* e *endo-* referem-se aos tecidos originados a partir da epiderme externa, da porção mediana e da epiderme interna, respectivamente, de cada um dos dois tegumentos. As sementes podem apresentar diferentes formas e tamanhos, e por vezes estão associadas com alas ou tricomas. A testa pode ser bastante variável quanto a sua textura, fato este relacionado com a estrutura e a presença de projeções nas células individuais que compõem sua superfície, e é muitas vezes colorida e carnosa.

Algumas sementes encontram-se associadas a uma estrutura rígida a macia, oleosa a carnosa, e comumente de cores fortes, chamada **arilo**. O arilo é geralmente uma projeção do funículo ou do tegumento externo, embora às vezes este termo seja restrito às estruturas derivadas exclusivamente do funículo, sendo aquelas derivadas do tegumento externo denominadas **carúncula**. As sementes portam uma cicatriz, chamada **hilo**, no ponto de ligação desta ao funículo.

O embrião é constituído pelo **epicótilo**, que dará origem ao caule; pela **radícula**, que formará a raiz primária e geralmente dá origem ao sistema radicular; pelo **hipocótilo**, que conecta o epicótilo à radícula; e pelos **cotilédones** (folhas da plântula), que podem ser foliáceos, carnosos ou modificados em estruturas absorventes de nutrientes.

Dispersão de frutos e sementes

A maioria dos tipos de frutos pode ser dispersa por uma variedade de agentes. Partes diferentes do fruto, semente ou estruturas associadas (pedicelo, perianto) podem ser modificadas e facilitar o processo de dispersão. A dispersão pelo vento, por exemplo, pode ser facilitada por (1) um tufo de pêlos nas sementes, como em *Asclepias* (Apocynaceae), cujos folículos se abrem para liberar as sementes pilosas; (2) alas nos frutos, como nas sâmaras de *Fraxinus* (Oleaceae); (3) tufos de pêlos nos frutos, como em *Anemone* (Ranunculaceae), cujos aquênios possuem um estilete persistente portando tricomas alongados; (4) um perianto alado, como em *Dipterocarpus* (Dipterocarpaceae), que possui nozes associadas às sépalas longas e aliformes; (5) uma associação da **infrutescência** (inflorescência madura, com frutos) com uma bráctea expandida e em forma de ala, como em *Tilia* (Malvaceae), cujos frutos são nozes; ou (6) hábito rolador como em *Cycloloma* (Amaranthaceae), no qual a planta inteira é carregada pelo vento, dispersando seus frutos pequenos durante os eventos de deslocamento.

A dispersão por aves, por sua vez, pode se facilitada por (1) uma superfície da semente colorida e carnosa, como em *Magnolia* (Magnoliaceae), na qual os folículos agregados abrem-se expondo as sementes; (2) frutos carnosos e indeiscentes, como em *Solanum* (Solanaceae), que possui bagas, *Prunus* (Rosaceae), que possui drupas, ou *Amelanchier* (Rosaceae), que possui pomos; ou (3) fruto(s) associado(s) com estruturas carnosas acessórias, como em *Coccoloba* (Polygonaceae), que possui aquênios envolvidos por um perianto carnoso, *Fragraria* (Rosaceae), que possui aquênios imersos em um receptáculo expandido, carnoso e colorido, ou *Hovenia* (Rhamnaceae), que possui drupas associadas com pedicelos carnosos e eixos de inflorescência.

Não é difícil perceber que estruturas funcionalmente similares em frutos podem ser derivadas de diferentes partes florais. Convergência (isto é, a origem de estruturas similares a partir de estruturas ancestrais muito diferentes) é um fenômeno bastante comum em frutos, e frutos similares evoluíram independentemente em diversas famílias de angiospermas. (Para informações complementares sobre dispersão de frutos, ver van der Pijl 1972 e Weberling 1989.)

Alguns frutos ou sementes pesados simplesmente desprendem-se da planta-mãe, caem no solo e lá permanecem. Esse tipo de dispersão, no entanto, não é comum e parece ocorrer apenas em espécies que perderam seus agentes dispersores primários, como é provavelmente o caso da laranjeira-de-osage (*Maclura pomifera*, Moraceae).

A dispersão pela própria planta-mãe geralmente ocorre pela ação de mecanismos "explosivos" de liberação das sementes, frutos ou porções dos frutos pela intumescência da mucilagem da semente, por mudanças na pressão de turgor, ou por tecidos higroscópicos. Incluem-se também nesta categoria de dispersão movimentos passivos dos diásporos (unidades dispersoras funcionais) pelo vento, pela chuva ou por animais e unidades dispersoras rastejadoras, ou seja, frutos ou sementes que se deslocam pelo movimento higroscópico dos pêlos.

Adaptações para o transporte pelo vento incluem sementes diminutas e similares a grãos de poeira; sementes com uma testa frouxa e saculiforme; utrículos, cálices ou brácteas inflados; ou pericarpo com espaços aéreos internos. A dispersão pelo vento pode ser facilitada por uma espécie de pluma formada pelo estilete persistente, por apêndices longos e pilosos, por um perianto modificado (como o papus das Asteraceae), por projeções da placenta, por expansões do funículo, pelo alongamento do tegumento, por uma ala que se divide ou por tufos de pêlos. Alas para a dispersão pelo vento podem estar presentes em frutos ou sementes ou se desenvolver a partir de estruturas acessórias (perianto, brácteas). Na dispersão do tipo "roladora", uma porção considerável da planta ou da inflorescência se quebra e é carregada pelo vento.

Eventos de dispersão pela água ocorrem quando as sementes ou frutos são carregados pela chuva ou por correntes de água. Estas sementes e frutos são em geral pequenos, secos e duros e podem apresentar espinhos ou projeções que agem como estruturas de ancoragem, uma cobertura viscosa, uma superfície externa impermeável, ou uma densidade baixa que lhes permite flutuar em meio aquoso.

Adaptações para o transporte na superfície externa de animais incluem sementes e frutos pequenos com espinhos, ganchos ou pêlos viscosos localizados rente ao solo e que se desprendem facilmente da planta-mãe. Nesta categoria de dispersão, incluem-se também sementes ou frutos pequenos e rígidos que se aderem ao pé de aves aquáticas pela ação da lama, assim como carrapichos que aderem às patas de grandes mamíferos herbívoros. Outros frutos viscosos aderem às penas de pássaros e assim são dispersos.

Frutos e sementes podem ser transportados no interior de um animal (após sua ingestão) ou em sua boca. Esta categoria pode ser dividida em subtipos de acordo com o tipo de animal dispersor:

- *Peixes* dispersam alguns frutos ou sementes carnosos de plantas que habitam as margens de rios ou áreas inundadas.
- *Tartarugas* e *lagartos* transportam frutos carnosos que liberam odor. Esses frutos são muitas vezes coloridos e geralmente desenvolvem-se perto do solo ou desprendem-se da planta-mãe quando maduros. Alguns desses frutos possuem uma casca dura; outros são rígidos, mas contém sementes ariladas com testa carnosa.
- *Pássaros* podem dispersar frutos ou sementes ao carregarem estes em seus bicos, ou ao esconderem e enterrarem os mesmos. Algumas sementes viscosas aderem aos bicos dos pássaros. Frutos ou sementes dispersos por pássaros geralmente possuem uma porção atrativa e comestível. As sementes de alguns frutos carnosos evitam a ingestão por pássaros mediante diversos mecanismos, como uma parede pétrea, gosto desagradável ou a presença de compostos tóxicos. Quando maduros, estes frutos apresentam cores sinalizadoras que atraem pássaros (normalmente vermelho contrastando com preto, azul ou branco); no geral, não possuem odor nem casca dura fechada (ou as sementes são expostas ou pendentes em frutos de consistência rígida) e permanecem ligados à planta-mãe. Sementes coloridas e duras, que mimetizam os frutos coloridos e carnosos de outras espécies, dispersas por pássaros, são bastante comuns.
- A dispersão por *mamíferos não-alados* está em geral associada ao forrageio e consumo intenso de frutos (especialmente nozes) e sementes. Frutos dispersos por estes animais comumente apresentam um alto conteúdo de óleo e são freqüentemente carnosos, com núcleos duros ou cascas de textura rígida ou coriácea que devem ser abertas para expor os tecidos internos carnosos, sementes ariladas ou com testas carnosas. As sementes podem ser

tóxicas, amargas ou com paredes espessas. O odor é muito importante na atração de mamíferos, mas, no geral, as cores não são essenciais. Os frutos geralmente desprendem-se da planta-mãe.

- Frutos dispersos por *morcegos* compartilham muitas das características listadas para mamíferos não-alados, mas geralmente encontram-se mais expostos na planta (p. ex., para fora da densa folhagem de uma árvore). Eles possuem cores pardas e um odor acidulado, de bolor ou rançoso, são geralmente grandes, carnosos e facilmente digeríveis e permanecem ligados à planta-mãe.
- Algumas sementes possuem arilos pequenos e comestíveis (ou elaiossomos) e são dispersas por *formigas*.

Os mecanismos de dispersão dos frutos e/ou sementes são relatados para a maioria das famílias tratadas nos Capítulos 8 e 9.

Anatomia

Características relacionadas à estrutura interna das plantas têm sido empregadas com finalidade sistemática há pelo menos 150 anos, sendo de grande importância tanto na sua identificação rotineira quanto na determinação de relações filogenéticas. **Caracteres anatômicos** podem ser investigados com o auxílio de microscópio óptico, e muitos destes podem ser visualizados em laboratório com o emprego de técnicas bastante simples. Caracteres observáveis com o auxílio de microscópio eletrônico de transmissão (TEM, sigla em inglês) são freqüentemente referidos como **ultra-estruturais**; já aqueles observáveis com o auxílio de microscópio eletrônico de varredura (SEM, sigla em inglês) são freqüentemente referidos como **micromorfológicos**. Alguns caracteres importantes dessas três categorias são discutidos brevemente nesta seção.

Vários tipos celulares distintos ocorrem nos diferentes tecidos do corpo vegetal. Esclereídes e fibras são células com paredes espessas e lignificadas. **Fibras** são células alongadas que freqüentemente circundam e protegem o sistema vascular no caule e nas nervuras foliares. Células desse tipo variam no padrão de organização e às vezes formam pontes conectando as nervuras à epiderme abaxial e/ou adaxial. **Esclereídes** são células com paredes espessas e de diferentes formatos. Células ou canais secretores e células contendo vários tipos de cristais (discutidos na página 85) são em geral diagnósticas de alguns *taxa*. No **colênquima**, os ângulos da parede celular, em particular, apresentam um acúmulo de celulose.

Xilema e floema secundários

A **madeira** ou **lenho** (comumente chamada de **xilema secundário**) é produzida pelo **câmbio vascular**, um cilindro de células em constante divisão localizado próximo à casca de uma planta lenhosa. A madeira é uma mistura complexa de células condutoras de água (**traqueídes** e/ou **elementos de vaso**), células com função de suporte (fibras) e células vivas que estendem-se da periferia para o centro do caule (**raios**) (Figura 4.32).

Tanto as células condutoras de água como aquelas com função de suporte são mortas na maturidade, o que faz sentido uma vez que o citoplasma poderia interferir no transporte de água. Estas células possuem paredes espessas formadas principalmente por **celulose** e **lignina** – a primeira uma longa cadeia de moléculas de glicose, e a última um polímero complexo formada por subunidades fenólicas. Enquanto as coníferas e as Cycadales possuem apenas traqueídes para a condução de água, as gnetales (*Gnetum, Ephedra* e *Welwistschia*) e as angiospermas geralmente possuem tanto traqueídes como elementos de vaso. As angiospermas tendem a possuir elementos de vaso curtos e largos e com terminações completamente abertas que se interconectam como tubos de encanamento (formando um vaso), o que permite uma rápida condução de grande quantidade de água.

Muitos anatomistas (p. ex., Bailey 1944, 1951, 1957) consideram a existência de diferentes tipos de xilema como está-

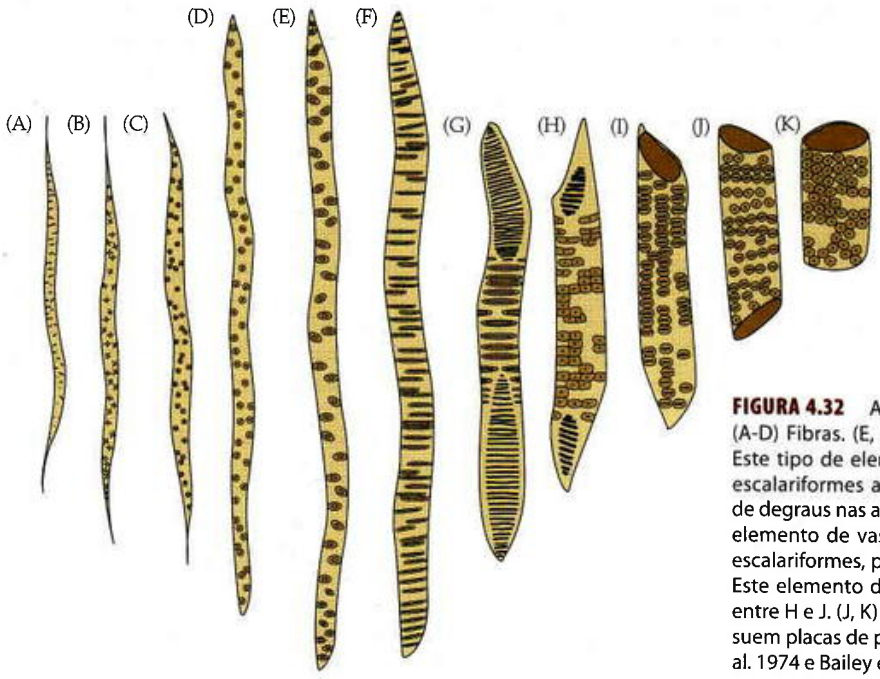


FIGURA 4.32 Alguns tipos celulares do xilema secundário. (A-D) Fibras. (E, F) Traqueídes, (G-K) Elementos de vaso. (G) Este tipo de elemento de vaso possui placas de perfuração escalariformes alongadas lateralmente (o padrão em forma de degraus nas aberturas nas extremidades da célula). (H) Este elemento de vaso também apresenta placas de perfuração escalariformes, porém as fileiras são reduzidas em número. (I) Este elemento de vaso representa uma forma intermediária entre H e J. (J, K) Estes elementos de vaso curtos e largos possuem placas de perfuração simples. (Modificada de Radford et al. 1974 e Bailey e Tupper 1918.)

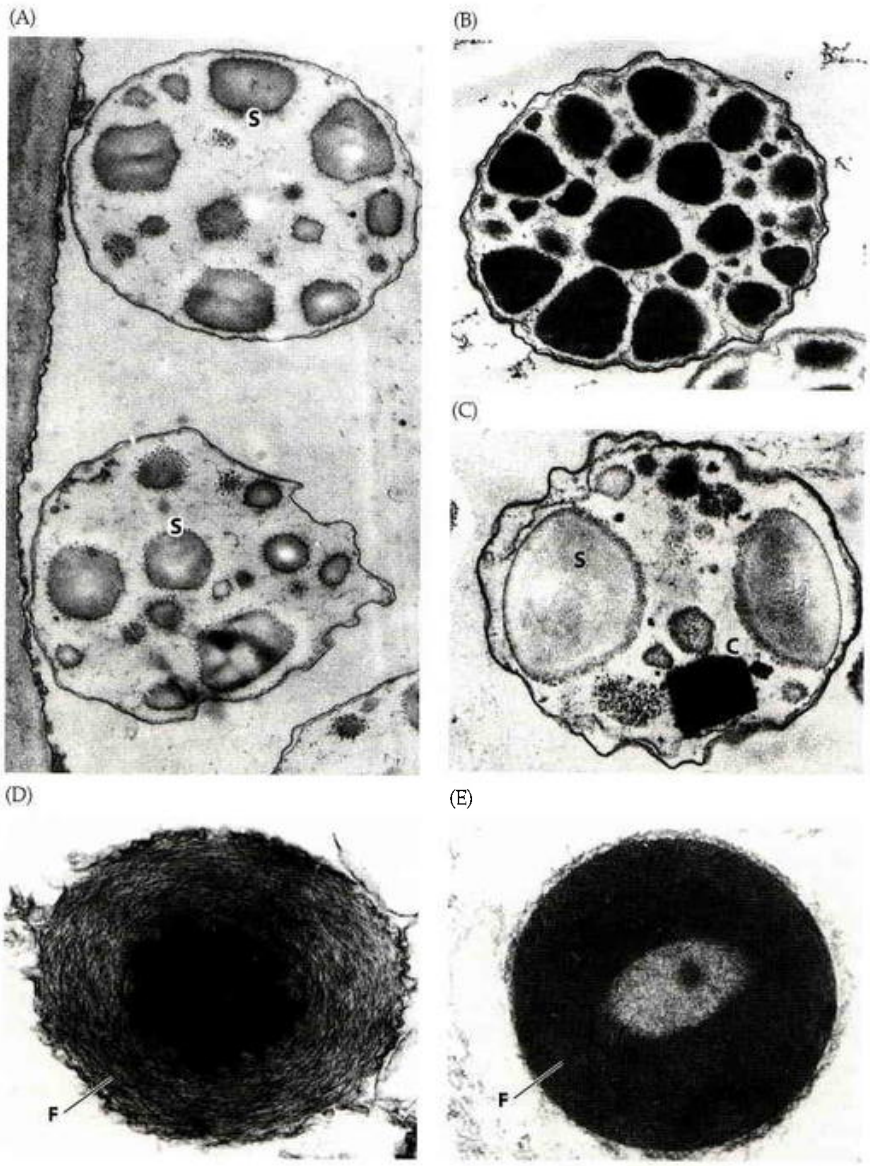


FIGURA 4.33 Exemplos de plastídios dos elementos de tubo crivado. (A) Tipo S, com muitos grãos de amido (comum em diversas angiospermas). (B) *Dracaena* (Convallariaceae); Tipo P, com numerosos cristalóides cuneados (em forma de cunha). (C) *Laurus* (Lauraceae); contém tanto proteínas quanto amido. (D) *Petiveria* (Petiveriaceae); Tipo P, com um cristalóide central de proteína circundado por filamentos protéicos. (E) *Alternanthera* (Amaranthaceae); Tipo P, apenas com filamentos protéicos e sem cristalóides. C, cristalóide protéico; F, filamentos protéicos; S, amido. (Fonte: Behnke 1975.)

gios intermediários ao longo da evolução dos elementos de vaso; ou seja, uma série de transformações iniciando-se com traqueídes longos e estreitos portando placas de perfuração escalariformes oblíquas e culminando com elementos de vaso curtos e largos portando placas de perfuração simples (Figura 4.32E-K). Carlquist (1988) enfatizou a conexão entre a estrutura do xilema e sua função ecológica.

Dentre outros aspectos importantes da anatomia de madeira, podemos citar os anéis de crescimento (bandas ou camadas na madeira produzidas pela variação sazonal na atividade cambial) e a presença de diversas células especializadas contendo cristais, resinas, mucilagem ou látex.

Diferentemente do xilema secundário, o floema secundário fornece poucos caracteres de importância taxonômica. Existem dois tipos principais de células transportadoras de carboidratos nas plantas vasculares: as **células crivadas** e os mais especializados **elementos de tubo crivado**. Estes últimos possuem uma placa crivada distinta e células companheiras. Floema estratificado consiste em bandas alternadas de elementos de tubo crivado, juntamente com células companheiras, e fibras; plantas com este tipo de floema costumam apresentar uma casca fibrosa.

Tradicionalmente, tem-se dado muita ênfase na estrutura dos plastídios presentes nos elementos de tubo crivado das angiospermas (Behnke 1972, 1975, 1977, 1981, 1991, 1994, 2000), porque diferenças em sua estrutura têm sido correlacionadas com os principais clados, como as Monocotiledôneas, Caryophyllales e Fabaceae. Behnke reconheceu dois tipos principais de plastídios em elementos de tubo crivado: o tipo S, que acumula amido, e o tipo P, que acumula proteínas (ou proteínas e amido) (Figura 4.33).

Anatomia nodal

A **anatomia nodal** refere-se aos diferentes modos de conexão dos elementos vasculares entre caule e folhas. A anatomia do

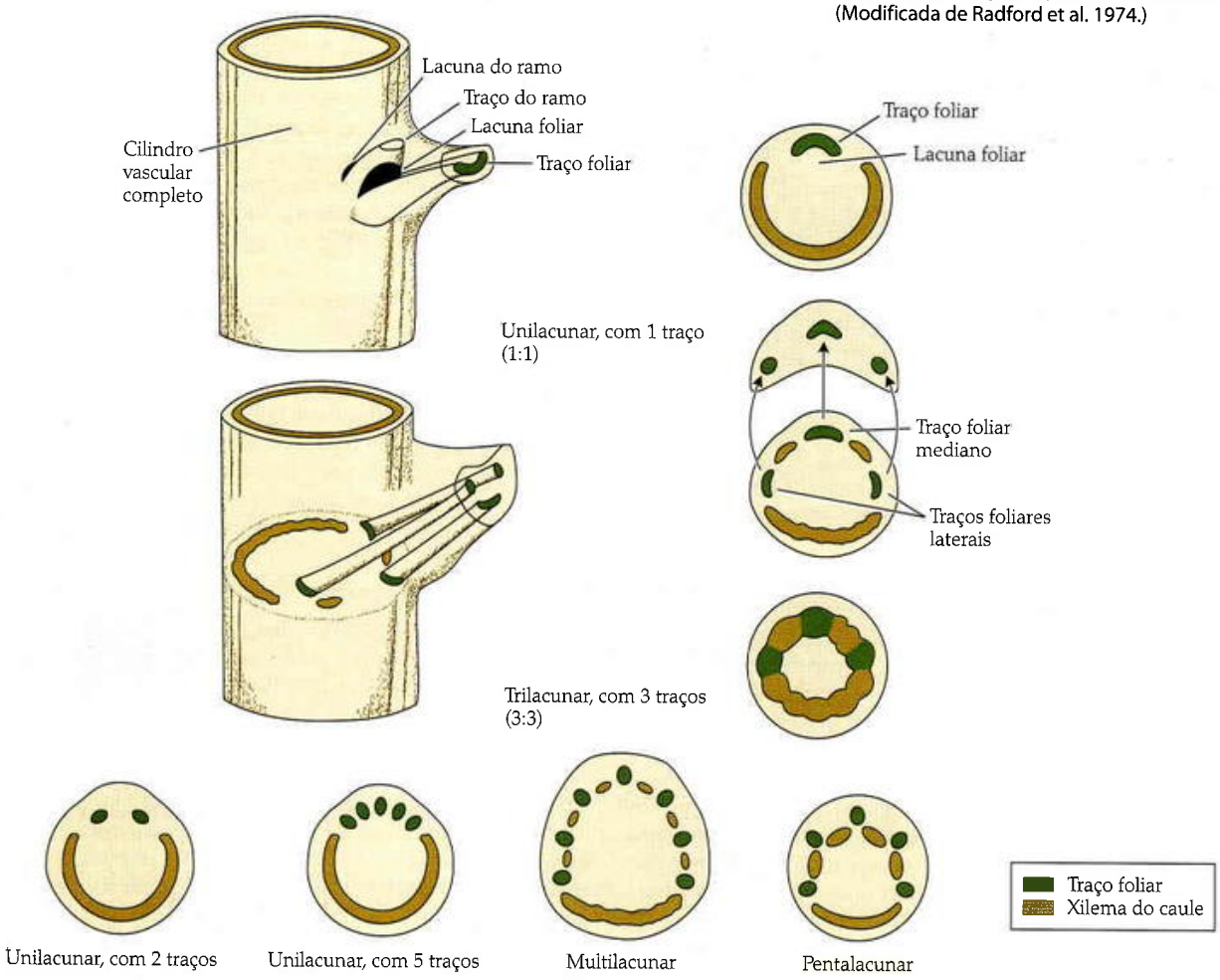


FIGURA 4.34 Alguns tipos de anatomia nodal. (Modificada de Radford et al. 1974.)

nó é bastante variável e, em geral, possui grande significância do ponto de vista sistemático. Uma característica-chave é o número de **lacunas foliares**, ou **interrupções parenquimáticas**, criadas no sistema vascular secundário das angiospermas pela saída dos feixes vasculares (**traços foliares**) para as folhas. A configuração dessas lacunas foliares é usada como referência na caracterização dos tipos nodais (Figura 4.34).

Os tipos nodais podem ser definidos em termos do número de traços presentes (feixes de tecido vascular) e do número de **lacunas**, ou seja, interrupções parenquimáticas (espaços entre os feixes vasculares). Por exemplo, um nó unilacunar com um traço único pode ser descrito como 1:1; um nó unilacunar e com dois traços será descrito como 2:1; e um nó trilacunar com três traços será descrito como 3:3.

Anatomia foliar

As folhas são extremamente variadas do ponto de vista anatômico, variação esta que fornece diversos caracteres de importância sistemática (Carlquist 1961; Dickison 1975; Stuessy 1990).

A **epiderme** (camada externa da folha) varia quanto ao número de camadas celulares, à forma e ao tamanho das células individuais, à espessura das paredes celulares e à ocorrência ou não de **papilas** (projeções ou protuberâncias arredondadas de células epidérmicas individuais) ou tipos variados de pêlos (tricomas; ver página 59). Algumas folhas possuem uma **hipoderme**, formada por uma ou mais camadas diferenciadas de células abaixo da epiderme. A **cutícula**, cobertura cerosa sobre a epiderme, varia em espessura e textura. Diversos tipos de cera (**ceras epicuticulares**) também podem ser depositados sobre a cutícula (Figura 4.35) (ver também Behnke e Barthlott 1983; Barthlott 1990; Barthlott et al. 1998).

A epiderme contém poros, ou **estômatos**, circundados por **células-guarda** especializadas que abrem ou fecham o poro a partir de mudanças na sua pressão hídrica interna. Uma variedade de formas de estômatos ocorre nas plantas vasculares. Os estômatos são geralmente classificados com base na organização de suas **células subsidiárias** (células epidérmicas associadas ao estômato e morfologicamente distintas das demais células epidérmicas) entre si e com as células-guarda. É importante notar que uma mesma configuração de células subsidiárias pode originar-se a partir de diferentes padrões de desenvolvimento; estudos desses padrões contribuem na interpretação da relevância filogenética da forma dos estômatos.

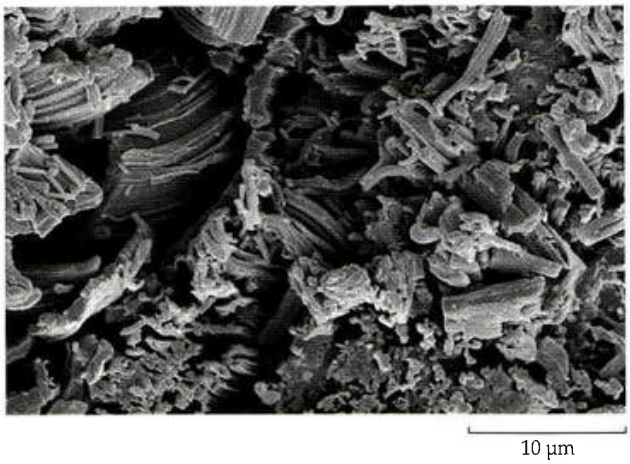


FIGURA 4.35 Cera epicuticular do tipo *Strelitzia* – secreções grandes e massivas compostas de subunidades em forma de bastonetes – em folha de *Latania* (Arecaceae). (Fotografia de Y. Renea Taylor, utilizada com autorização).

Estômatos **anomocíticos** são circundados por um número pequeno de células que são indistinguíveis, em tamanho e forma, das demais células epidérmicas. Outros tipos de estômatos apresentam células subsidiárias reconhecíveis e em diferentes arranjos (Figura 4.36). Os estômatos podem ser circundados por um anel ou projeção cuticular de formatos variados ou estar imersos em criptas ou cavidades.

Caracteres relacionados aos tecidos internos das folhas também são importantes. O **mesofilo** pode ser diferenciado em uma camada paliçádica e outra esponjosa, e o número de camadas celulares em cada camada pode variar. A distribuição e forma das células do mesofilo e a presença ou ausência de espaços intercelulares também podem ser características de cunho diagnóstico.

A estrutura interna da folha está correlacionada à bioquímica da fotossíntese. Folhas que fazem fotossíntese do tipo C_3, a rota fotossintética mais comum em plantas verdes e na qual compostos com três átomos de carbono são os produtos imediatos da fixação do dióxido de carbono, tipicamente possuem uma camada clorenquimatosa distinta de células em paliçada organizadas em uma a diversas fileiras de células abaixo da epiderme foliar. Já as folhas que fazem fotossíntese do tipo C_4, rota fotossintética na qual compostos com quatro átomos de carbono são os produtos imediatos da fixação do dióxido de carbono, possuem bainhas clorenquimatosas proeminentes revestindo os feixes vasculares (**anatomia Kranz**) (Rathnam et al. 1976).

O xilema e o floema podem estar organizados de diferentes maneiras no pecíolo e na nervura principal de uma folha (Figura 4.37) (ver Howard 1974 para maiores detalhes). Estes padrões de organização são melhor visualizados e estudados com a preparação de cortes transversais do pecíolo. Usualmente, diversos cortes seriados são necessários, porque o padrão organizacional do xilema e do floema freqüentemente muda da base ao ápice do pecíolo e ao longo da nervura primária.

Estruturas secretoras

Muitas espécies de plantas possuem células especializadas ou grupos de células que produzem látex, resina, mucilagem ou óleos essenciais (Metcalfe 1966; Metcalfe e Chalk 1950). **Látex** é um fluido mais ou menos opaco e leitoso ou colorido (geralmente amarelo, alaranjado ou vermelho, mas às vezes verde ou azul) produzido por células especializadas denominadas **laticíferos**. Os laticíferos podem estar localizados no tecido parenquimático de qualquer parte do corpo vegetal, mas especialmente no caule e nas folhas, e podem ocorrer isoladamente ou em séries, neste último caso formando canais ramificados ou não. O látex contém uma grande variedade de metabólitos secundários em solução e suspensão e é um elemento importante na prevenção da herbivoria.

Algumas espécies de plantas produzem **resinas** (hidrocarbonetos aromáticos que endurecem quando oxidados)

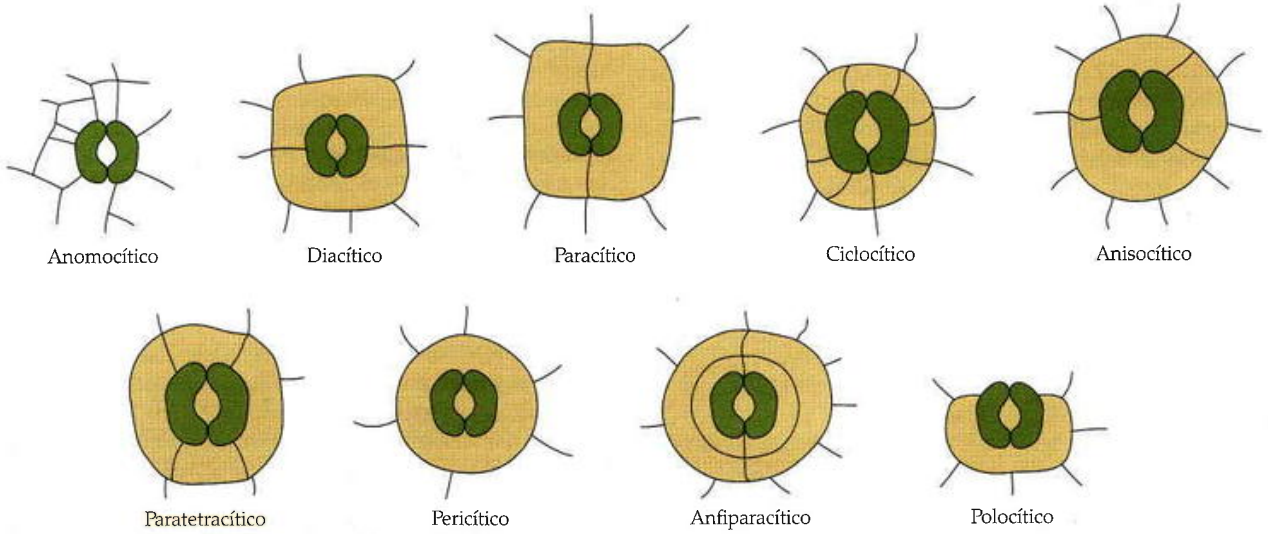


FIGURA 4.36 Alguns tipos importantes de estômatos.

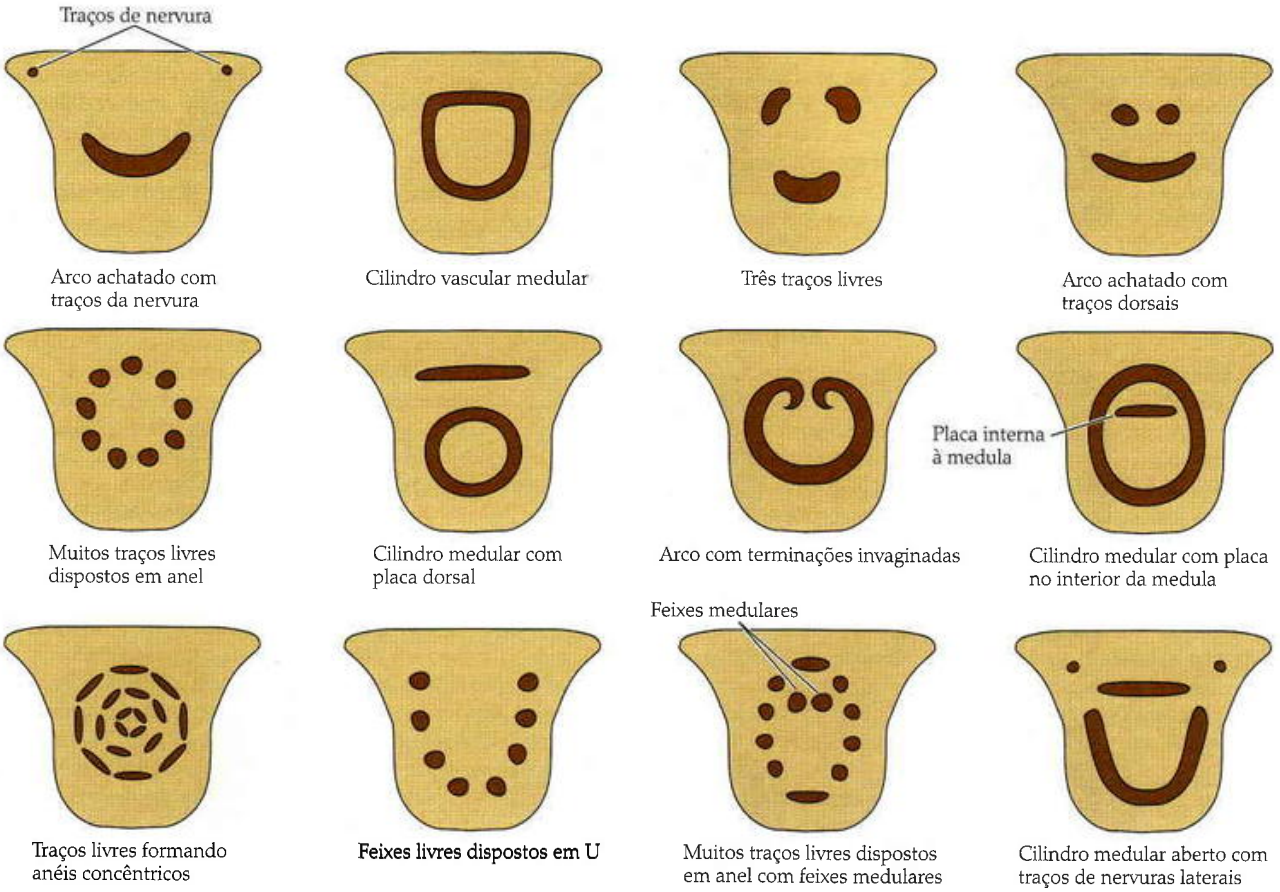


FIGURA 4.37 Tipos principais de vascularização do pecíolo (secções transversais diagramáticas na altura da base da lâmina foliar). (Modificada de Radford et al. 1994.)

ou **mucilagem** (fluidos viscosos) em células isoladas, cavidades especializadas ou canais. Os **óleos essenciais** ou **aromáticos** são compostos orgânicos e aromáticos altamente voláteis produzidos por células esféricas especializadas e distribuídas esparsamente no mesofilo ou em cavidades criadas por lise celular ou pela separação de células adjacentes. Em folhas, estas células ou cavidades aparecem como **glândulas pelúcidas** quando vistas contra a luz. A presença ou ausência de látex, resinas, mucilagem e óleos essenciais e a forma e distribuição dos laticíferos e canais ou cavidades secretoras possuem, no geral, um grande valor taxonômico.

Cristais

Cristais são comuns em plantas vasculares, estão usualmente no interior das células e podem assumir formatos variados (Figura 4.38). Em geral, eles são formados por oxalato de cálcio, carbonato de cálcio ou sílica. **Drusas** (grupos de cristais esféricos), **rafídeos** (cristais em forma de agulha) e **grãos de cristal** são os tipos mais comuns. Corpos silicosos, em especial, são taxonomicamente muito importantes em monocotiledôneas. Corpos calcificados denominados **cistólitos** às vezes ocorrem em células especializadas (chamadas de **litocistos**); os cistólitos geralmente possuem grande importância na sistemática. O material calcário presente nos cistólitos encontra-se na forma de pequenas partículas amorfas.

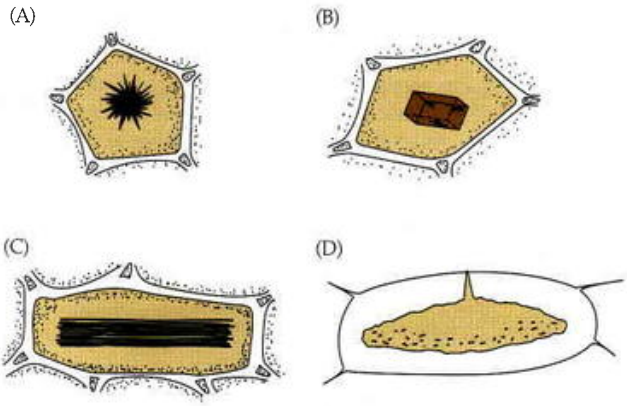


FIGURA 4.38 Tipos de cristais. (A) Drusa. (B) Forma prismática. (C) Ráfides. (D) Cistólito.

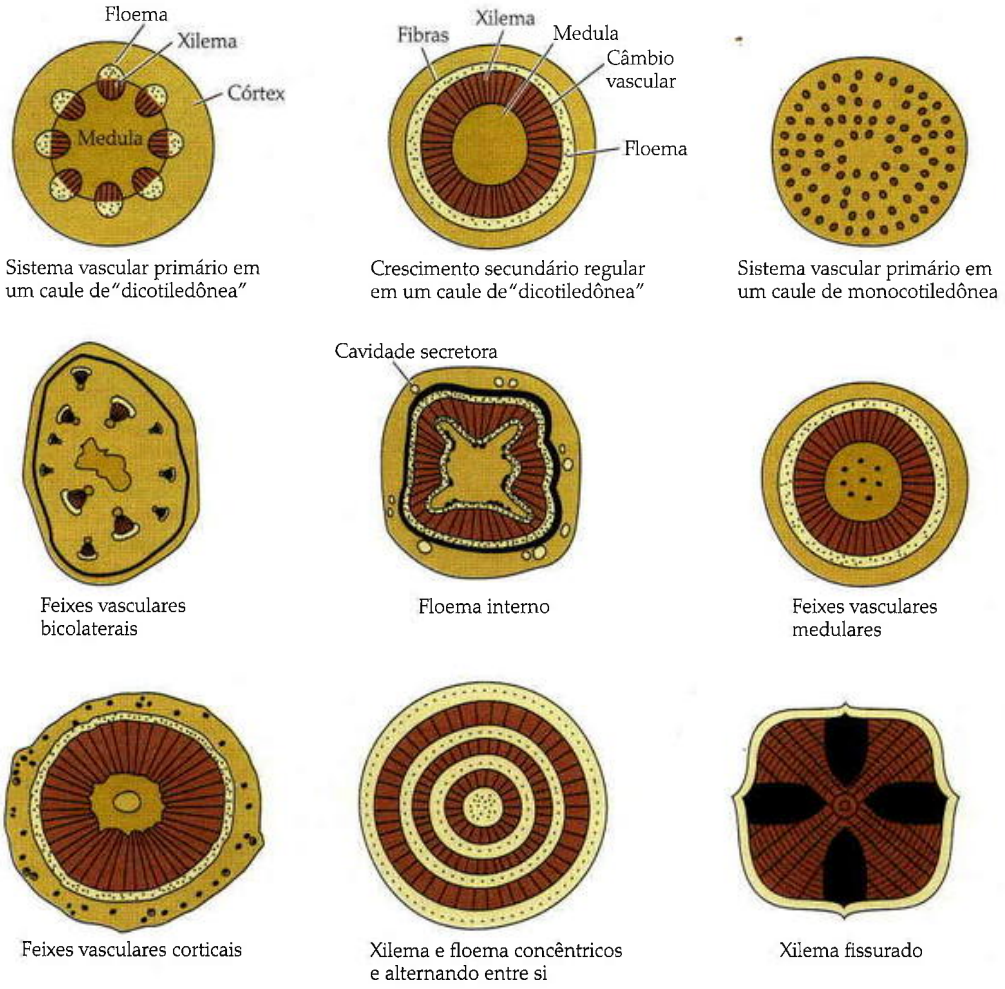


FIGURA 4.39 Diferentes padrões de organização do xilema e do floema no caule.

Organização do xilema e do floema no caule

O caule da maioria das plantas com sementes apresenta um anel de xilema e floema primários (como evidenciado em cortes transversais; Figura 4.39). Os tecidos vasculares primários formam-se a partir da diferenciação de células advindas do meristema apical, a zona de células em atividade de divisão no ápice de um ramo. O anel de feixes produzido é chamado de **eustelo**. Em espécies lenhosas, uma camada de células meristemáticas, o câmbio vascular, desenvolve-se entre o xilema e o floema e aumenta a espessura do caule ao produzir xilema secundário para o lado interno do órgão e floema secundário em direção à periferia do caule. Este é o padrão regular de crescimento secundário em angiospermas e plantas com sementes em geral.

As monocotiledôneas, por outro lado, não possuem câmbio vascular, nem apresentam crescimento secundário; os seus caules possuem feixes vasculares organizados esparsamente, e cada feixe contém xilema e floema. Algumas angiospermas possuem outros padrões variados de crescimento secundário, chamados de anômalos (ilustrados na Figura 4.39). Estes padrões anômalos são freqüentemente encontrados em plantas suculentas, nas quais permitem o seu rápido crescimento em espessura, e em lianas, nas quais aumentam a resistência aos danos causados pelo enrolamento e dobramento do caule. Os termos a seguir descrevem diferentes padrões anatômicos, a maioria destes relacionada ao crescimento secundário:

eixos mais ou menos achatados ou sulcados o caule é achatado ou sulcado devido à atividade desigual do câmbio vascular

feixes vasculares corticais os feixes dos traços foliares que correm longitudinalmente no córtex do caule antes de juntarem-se ao sistema vascular do caule

feixes vasculares medulares feixes vasculares presentes na medula de um caule

floema incluso faixas de floema embebidos no xilema secundário

floema interno floema primário na forma de faixas ou um anel contínuo (conforme visto em secção longitudinal do caule) no limite interno do xilema; o xilema é assim ladeado por floema tanto na sua superfície externa quanto na interna. Nas espécies que não apresentam crescimento secundário, o desenvolvimento do floema interno resulta na presença de **feixes vasculares bicolaterais**; ou seja, os feixes vasculares do caule possuem floema tanto no lado interno quanto no lado externo do xilema.

xilema e floema alternadamente concêntricos camadas de xilema e floema alternam-se no caule devido à ação de uma série de câmbios vasculares

xilema fissurado xilema interrompido pelo crescimento de floema ou tecido parenquimático

Anatomia floral e desenvolvimento

A organização dos traços vasculares em flores é, em geral, bastante útil na interpretação de estruturas vestigiais e da homologia de partes em flores altamente modificadas. A modificação extrema de estruturas florais é particularmente problemática em flores muito reduzidas em geral agrupadas entre si, processo este associado à evolução da polinização pelo vento, como em Betulaceae (ver Capítulo 9). A organização dos traços vasculares no gineceu pode muitas vezes ser utilizada para indicar o número de carpelos, sobretudo em gineceus que possuem os carpelos completamente fusionados e placentação central-livre, apical ou basal.

A posição dos **primórdios** florais (partes ou órgãos florais no início de seu desenvolvimento) e a sua seqüência de iniciação também possuem grande importância taxonômica (Evans e Dickison 1996). Estudos ontogenéticos são importantes para a determinação de homologias de partes florais. Por exemplo, algumas flores com estames numerosos possuem os primórdios estaminais posicionados em espiral, enquanto, em outras flores, os primórdios estão condensados em cinco ou dez grupos. Além disso, os primórdios estaminais podem se iniciar de forma **centrípeta** (da periferia para o centro) ou **centrífuga** (do centro para a periferia). Esta variação sugere que a presença de muitos estames evoluiu repetidas vezes nas angiospermas.

Estudos do desenvolvimento da corola também têm-se mostrado particularmente informativos (Leins e Erbar 2003). Em algumas flores gamopétalas, a corola desenvolve-se a partir de um primórdio anelar que posteriormente dá origem aos lobos da corola, enquanto, em outras flores gamopétalas, os lobos da corola são iniciados precocemente. Estudos ontogenéticos têm indicado que algumas flores, como as de Apiaceae e de diversas Ericaceae, que aparentam ter as pétalas livres entre si, são gamopétalas no início do desenvolvimento floral e, dessa forma, acredita-se que evoluíram a partir de ancestrais gamopétalos. Outros estudos também têm demonstrado que ovários súperos e ínferos podem ser formados a partir de diferentes padrões de desenvolvimento; por exemplo, algumas flores apresentam um desenvolvimento hipógino com um ápice floral convexo, enquanto outras apresentam um desenvolvimento apendicular/epígino com um ápice côncavo (Soltis et al. 2003).

Embriologia

Esporos, gametófitos e gametângios apresentam tendências evolutivas bem definidas nas plantas vasculares (Tabela 4.2). Esporófitos produzem esporos em **esporângios**. A maioria das licófitas e samambaias (ver Capítulo 8) produz apenas um tipo de esporo e, portanto, são **homosporadas**. Os seus gametófitos são completamente independentes do esporófito (ver Figura 8.1), produzem ambos os tipos de gametas (oosfera e anterozóide) e são desde conspícuos (cerca de 1 cm de diâmetro), verdes e fotossintetizantes a curiosas estruturas subterrâneas saprofíticas que se nutrem de organismos mortos com o auxílio de fungos associados. Os gametas são armazenados e protegidos em estruturas especializadas no interior dos gametófitos denominados **gametângios**: os gametas femininos nos **arquegônios** e os masculinos nos **anterídios**.

Plantas **heterosporadas**, que incluem alguns poucos gêneros de licófitas e samambaias e todas as plantas com sementes, possuem dois tipos de esporângios. Os **megasporângios** contêm **megásporos** que se desenvolvem em **megagametófitos** (gametófitos femininos, ou **sacos embrionários**) e os **microsporângios** contêm **micrósporos** que se desenvolvem em **microgametófitos** (gametófitos masculinos). A heterosporia está diretamente correlacionada a três adaptações dos gametófitos. Primeiramente, os gametófitos são pequenos e desenvolvem-se no interior dos esporos, em contraste com os gametófitos grandes e independentes das demais traqueófitas que liberam os seus esporos. Segundo,

TABELA 4.2 Características gerais dos esporos, gametófitos e gametângios dos principais grupos de traqueófitas

Grupo[a]	Heterosporia	Dependência do gametófito em relação ao esporófito	Tamanho do gametófito (em células)	Gametângio (anterídios e arquegônios)
Lycopodiaceae, Equisetaceae, Psilotaceae e a maioria das samambaias leptosporangiadas	Não	Nenhuma	Milhões (macroscópico)	Ambos presentes
Selaginellaceae, Isoetaceae e samambaias leptosporangiadas aquáticas (Marsileaceae e Salviniaceae)	Sim	Quase completa	Milhares (gametófito feminino); às vezes menos de 100 (gametófito masculino)	Ambos presentes
Coníferas, Cicadales, ginkgoáceas e Gnetales	Sim	Completa	Milhares (gametófito feminino); poucas (gametófito masculino)	Apenas arquegônios presentes
Angiospermas	Sim	Completa	Cerca de 7 (gametófito feminino); 3 ou menos (gametófito masculino)	Ambos ausentes

[a]Ver Capítulo 8 para mais informações sobre outros grupos que não as angiospermas e Capítulo 9 para as angiospermas.

os dois tipos de gametófitos são especializados: o megagametófito é maior e provido de uma reserva de nutrientes, enquanto o microgametófito é menor e passível de dispersão. Por fim, os gametófitos são nutricionalmente dependentes do esporófito. A redução no tamanho do gametófito continua nas plantas com sementes e está associada com a ausência de anterídios discerníveis nas coníferas e plantas relacionadas e com a perda completa de anterídio e arquegônios nas angiospermas.

As características embriológicas das licófitas, samambaias e grupos relacionados, coníferas, ginkgos, Cycadales e Gnetales são discutidas no Capítulo 8. Nesta seção, optamos por focar nas características dos óvulos das angiospermas, megagametófitos, embriões e endosperma, bem como na agamospermia.

Óvulos e megagametófitos

O **óvulo** é um megasporângio envolto por uma ou duas camadas protetoras (tegumentos) e ligados à parede do ovário por uma estrutura pedunculada (o funículo). Os tegumentos recobrem o óvulo quase totalmente, deixando apenas uma pequena abertura, a **micrópila**, através da qual os tubos polínicos usualmente penetram no megasporângio. Os óvulos podem ser classificados de acordo com a sua curvatura. Em um óvulo **ortótropo**, os eixos do óvulo e do funículo formam uma linha reta, enquanto um óvulo **anátropo** encontra-se invertido em 180° em relação à posição ortótropa. Um óvulo **campilótropo**, por sua vez, possui o seu eixo curvado em 90° em relação ao eixo do funículo (Figura 4.40; ver também Figura 4.17). O óvulo desenvolve-se em uma semente, enquanto o tegumento desenvolve-se na parede da semente.

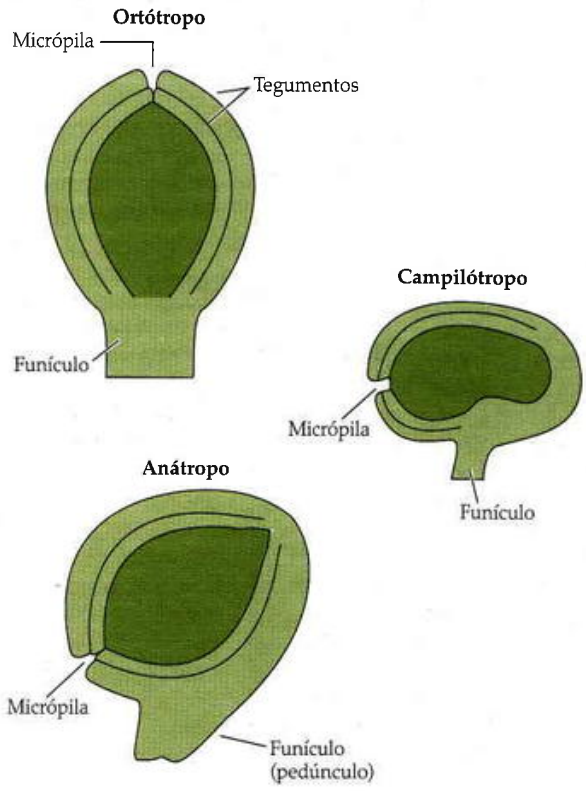


FIGURA 4.40 Três tipos comuns de posições do óvulo (em secção longitudinal).

O megasporângio é o local em que ocorre a divisão meiótica geradora do megásporo. Em pelo menos 70% das angiospermas, a meiose resulta em quatro megásporos haplóides, dos quais três degeneram. O quarto megásporo sofre três divisões mitóticas subseqüentes e produz um megagametófito com oito núcleos e sete células (Figura 4.41). Tipicamente, a oosfera e duas outras células (as *sinérgides*) agrupam-se próximas à micrópila, e uma célula com dois núcleos (os *núcleos polares*) posiciona-se no centro do gametófito. Três células antípodas (cujas funções não são inteiramente conhecidas) permanecem próximas ao final do gametófito e em posição oposta à micrópila. Algumas angiospermas basais, no entanto (p. ex., Nymphaeaceae, Illiciaceae), apresentam o megagametófito formado por apenas uma oosfera, sinérgides e um núcleo polar único. O megagametófito maduro é circundado pela parede do megasporângio, que em angiospermas é chamada de **nucelo** (Figura 4.41). O nucelo pode ser formado por apenas uma até várias camadas de células.

O tubo polínico penetra o megagametófito através da micrópila e libera dois núcleos espermáticos. Um desses núcleos fertiliza a oosfera formando um **zigoto** diplóide, a primeira célula da próxima geração esporofítica. O outro núcleo espermático geralmente funde-se com os dois núcleos polares da célula central para formar o endosperma primário triplóide; em algumas angiospermas basais, no entanto, este núcleo funde-se com o único núcleo polar presente, gerando um endosperma primário diplóide (Williams e Friedman 2004). Este processo de **dupla fertilização** que dá origem ao endosperma é exclusivo das angiospermas. A função das demais células do megagametófito é incerta, embora se saiba que as sinérgides facilitem a fusão dos gametas em algumas espécies. Outros tipos menos comuns de megagametófitos estão restritos a certos gêneros ou famílias de angiospermas.

Embrião e endosperma

O embrião e o endosperma são os dois principais componentes das sementes das angiospermas. O desenvolvimento

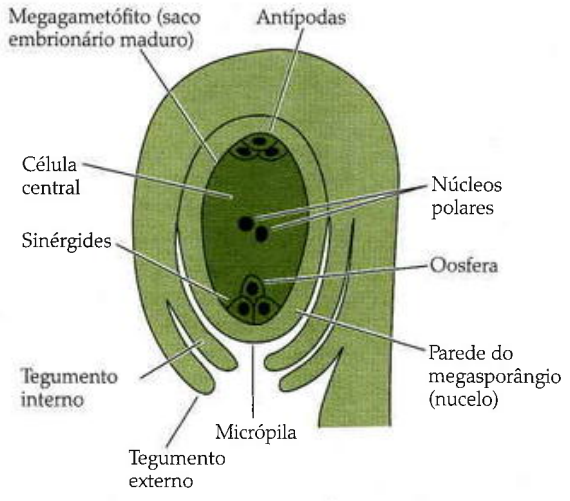


FIGURA 4.41 Esquema de um óvulo maduro (em secção longitudinal).

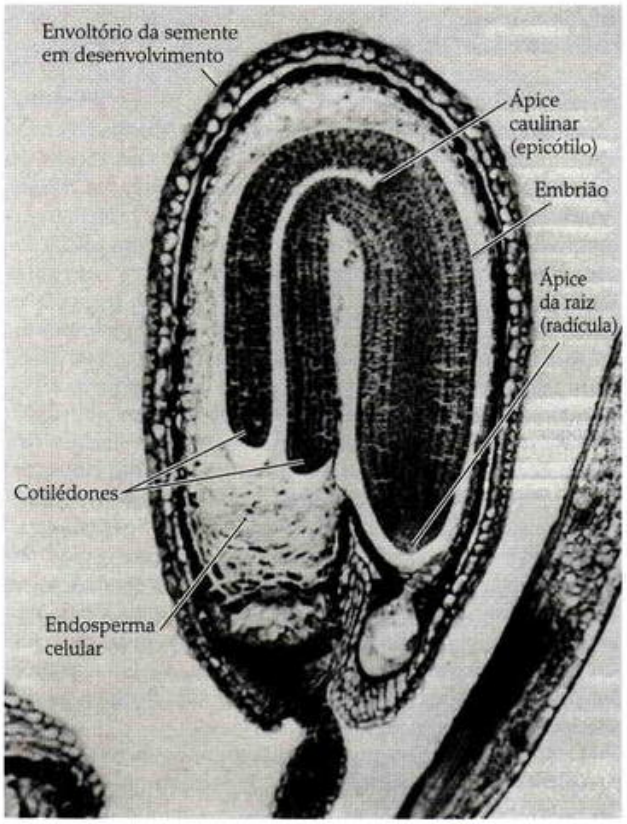


FIGURA 4.42 Secção longitudinal da semente de *Capsella* (Brassicaceae), mostrando o embrião e o endosperma. (Fonte: Gifford e Foster 1988. Copyright W.H. Freeman; utilizada com autorização).

do embrião varia consideravelmente no grupo. O embrião maduro consiste em um eixo, no qual uma das terminações constitui a raiz (radícula) e a outra o caule (epicótilo) (Figura 4.42).

Quando dois cotilédones estão presentes, o ápice caulinar encontra-se entre ambos, conforme ilustrado na Figura 4.42. Plantas com este tipo de embrião são chamadas de **dicotiledôneas** e por muito tempo foram consideradas um grupo taxonômico, embora hoje se saiba que representam um grupo parafilético. Nas **monocotiledôneas**, o ápice caulinar é lateral e posiciona-se próximo ao único cotilédone (Figura 4.43). Quando a semente germina e o embrião inicia o seu desenvolvimento em plântula, o cotilédone ou cotilédones muitas vezes crescem e tornam-se verdes e fotossintetizantes. Alternativamente, eles podem permanecer abaixo do solo e não se desenvolver além de seu estágio embrionário.

O endosperma é um tecido especializado das angiospermas que fornece nutrientes para o embrião em desenvolvimento e, em muitos casos, também para a plântula. O núcleo do endosperma primário pode dividir-se inúmeras vezes sem a formação de paredes celulares. Na maioria das espécies com este **tipo nuclear** de desenvolvimento do endosperma, as paredes celulares são formadas posteriormente. Já no **tipo celular** de desenvolvimento do endosperma, a formação de paredes celulares ocorre desde o seu estágio inicial. No **tipo helobial** de desenvolvimento do endosperma, que caracteriza a maioria das monocotiledôneas, o núcleo do endosperma

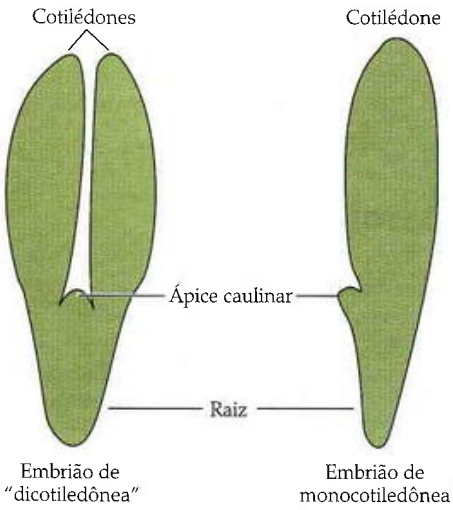


FIGURA 4.43 Comparação entre os embriões de "dicotiledôneas" e monocotiledôneas. (Modificada de Gifford e Foster 1988.)

primário produz duas células: uma divide-se pouco, enquanto as células derivadas pela divisão da segunda formam a maior parte do endosperma.

O endosperma pode ser completamente absorvido pelos cotilédones do embrião antes do seu amadurecimento, como na ervilha, no feijão e na nogueira (algo que você pode facilmente confirmar ao observar o desenvolvimento dessas sementes). Os cotilédones dessas sementes **exalbuminosas** assumem o papel do endosperma na nutrição da plântula. Exemplos de sementes maduras com endosperma conspícuo são os grãos de cereais – como o arroz, o trigo, o milho e a cevada – e as sementes de palmeiras. O endosperma do milho é a fonte da pipoca, e o endosperma do coco (*Cocos nucifera*) constitui a popular água de coco (endosperma nuclear antes da formação das paredes celulares) e a polpa branca do coco (endosperma após a formação das paredes celulares).

Agamospermia

Algumas espécies de plantas produzem embriões sem a geração de gametas haplóides e sem fertilização. Este fenômeno é denominado **agamospermia** (*a* = sem; *gamo* = gametas; *sperma* = semente).*

Existem duas formas principais de agamospermia. Na primeira, uma célula diplóide funciona como megásporo e produz um gametófito com o número de cromossomos somáticos. Megagametófitos desse tipo são, no geral, similares em aparência aos gametófitos advindos de megásporos haplóides. A oosfera desenvolve-se em um embrião sem que ocorra fertilização, um processo denominado **partenogênese**. A segunda forma de agamospermia, a **embrionia adventícia,** é conhecida melhor nas plantas cítricas (*Citrus*, Rutaceae) e é rara nos demais grupos de angiospermas. Nesta forma, o embrião desenvolve-se diretamente a partir de uma célula somática dentro do óvulo sem a formação de um gametófito.

* N. de T. A etimologia correta é *a* = sem; *gamo* = união; *sperma* = gametas, ou seja, sem união de gametas.

O melhor método para a detecção de agamospermia é o estudo do desenvolvimento do megásporo para determinar se este é derivado de divisões mitóticas ou meióticas. A distribuição taxonômica e a relevância sistemática da agamospermia são discutidas no Capítulo 6.

Cromossomos

O número de cromossomos muitas vezes representa, por si só, um caráter de importância sistemática. Números cromossômicos similares podem indicar relações de parentesco próximo; números cromossômicos distintos muitas vezes geram isolamento reprodutivo a partir da fertilidade reduzida dos híbridos gerados. O tamanho dos cromossomos, a posição dos centrômeros, padrões de bandeamento e outras características também podem ter importância do ponto de vista sistemático.

Número cromossômico

O menor número de cromossomos nas células somáticas de uma planta é o seu número **diplóide**, geralmente designado $2n$. O arroz, por exemplo, possui um número diplóide de 24. O genoma diplóide consiste em dois conjuntos cromossômicos complementares, um destes advindo do doador do óvulo (maternal) e o outro advindo do doador de pólen (paternal). Um único conjunto cromossômico, que representa o número cromossômico **haplóide**, está presente nos esporos e gametas (núcleo espermático e oosfera). O número haplóide (n) do arroz é igual a 12.

O número ancestral haplóide hipotético (geralmente o número mais baixo) em um grupo de plantas, como um gênero ou família, é designado **número básico** (x). Em *Betula*, por exemplo, $x = 14$, e o número diplóide ancestral hipotético do gênero é, portanto, $2n = 28$ (Tabela 4.3).

Os números cromossômicos de angiospermas variam de $2n = 4$ (p. ex., *Haplopappus gracilis*, Asteraceae) a $2n = 250$ (*Kalanchoe*, Crassulaceae). As samambaias (ver Capítulo 8) apresentam números cromossômicos anormalmente altos, sendo o maior conhecido $2n = 1.440$ em *Ophioglossum reticulatum*. O conhecimento sobre os números cromossômicos é limitado em diversos grupos a um pequeno conjunto de espécies e é geralmente obtido a partir de uma pequena amostragem de indivíduos dentro de cada espécie.

A adição ou perda de um ou dois cromossomos inteiros é referida como **aneuploidia**. Exemplos de aneuploidia em *Clarkia* e *Lantana* são discutidos na página 91. A presença de três ou mais conjuntos de cromossomos em células somáticas é chamado de **poliploidia**. Um poliplóide familiar a todos nós é o trigo (*Triticum aestivum*), que possui seis conjuntos completos de cromossomos. Em *Triticum*, $x = 7$, e o número cromossômico de *T. aestivum* é $2n = 6x = 42$. Indivíduos poliplóides são diferenciados pelo número de conjuntos cromossômicos que eles contêm. Triplóides contêm três cópias de um mesmo cromossomo; tetraplóides, quatro (e, por isso, denominados *tetra-*); pentaplóides, cinco; e hexaplóides, seis.

A adição de conjuntos cromossômicos inteiros pode ocorrer tanto em células somáticas quanto em gametas. Por exemplo, se o núcleo de uma célula que dá origem a um ramo florífero não se divide durante a mitose, então o número de cromossomos naquele ramo é automaticamente dobrado. Mais comumente, a poliploidia resulta da produção de gametas sem redução no número de cromossomos. Se, por exemplo, um gameta feminino não-reduzido ($2n$) é fertilizado por um gameta masculino reduzido (n), o zigoto será triplóide ($3n$). Se a planta que se desenvolve desse zigoto triplóide produzir um gameta feminino triplóide que seja fertilizado por um gameta masculino haplóide, a prole gerada será tetraplóide. Os aspectos evolutivos e sistemáticos da poliploidia são discutidos no Capítulo 6.

Existem duas formas principais de poliploidia. A **autopoliploidia** é resultado da união de três ou mais conjuntos cromossômicos da mesma espécie (por isso o prefixo *auto-*); já a **alopoliploidia** é resultado da união de dois ou mais genomas diferentes (por isso o prefixo *alo-*). Devido às suas divergências, cromossomos de diferentes genomas com freqüência não pareiam entre si. Em indivíduos diplóides e alopoliplóides, há sempre duas cópias de cada cromossomo, e, na meiose, os dois cromossomos homólogos pareiam-se para formar um **bivalente**. Indivíduos autopoliplóides contêm três ou mais homólogos de cada cromossomo, e o pareamento de mais de dois cromossomos formando **multivalentes** é uma possibilidade. A formação de multivalentes gera gametas com números cromossômicos desbalanceados e problemas de esterilidade.

O pareamento cromossômico entre genomas de diversas origens varia de nulo (em alopoliplóides) a total (em autopoliplóides), com uma gradação completa de estágios

TABELA 4.3 Exemplos de variação no número cromossômico em traqueófitas

Táxon	Família	$2n$
Asplenium trichomanes	Polypodiaceae	
subsp. trichomanes		72
subsp. quadrivalens		144
Lycopodium e gêneros relacionados	Lycopodiaceae	34-36, 44-48, 68, 136, 260, 272
Betula	Betulaceae	28, 42, 56, 70, 84
Lantana	Verbenaceae	18, 22, 24, 27, 33, 44, 48, 72
Vicia	Fabaceae	10, 12, 14, 24, 28
Pyreae	Rosaceae	34, 51, 68
Todos os gêneros	Pinaceae	24

TABELA 4.4 Exemplos de plantas poliplóides e os seus respectivos números cromossômicos 2*n*

Espécie	Tipo de poliploidia	2*n*
Taraxacum officinale, dente-de-leão	Alotriplóide	21
Nicotiana tabacum, tabaco	Alotetraplóide	48
Gossypium barbadense, algodão	Alotetraplóide	52
Vaccinium corymbosum [a]	Alotetraplóide	48
Betula papyrifera [a]	Alopentaplóide	70
Triticum aestivum, trigo	Alohexaplóide	42
Lythrum salicaria [a]	Autotetraplóide	60
Phleum pratense [a]	Auto-hexaplóide	42

[a]Outros níveis de ploidia são conhecidos para esta espécie.

intermediários correspondendo aos níveis intermediários de divergência genética. Dessa forma, é melhor considerar a autopoliploidia e a alopoliploidia como extremos em um contínuo de variação. Alguns exemplos de plantas poliplóides estão citados na Tabela 4.4. A autopoliploidia aparentemente é menos comum do que a alopoliploidia.

O número cromossômico geralmente é constante em uma espécie, embora exceções a esta generalidade sejam freqüentes. O número cromossômico, por vezes, é constante dentro de grandes grupos. Em Andropogoneae, uma grande tribo de Poaceae que incluiu *Zea*, *Sorghum* e muitas outras gramíneas forrageiras, o número básico $x = 10$ é constante; na grande maioria das cerca de 1.000 espécies da tribo Pyrae, $x = 17$; por fim, praticamente todos os membros de Pinaceae são diplóides ($2n = 24$).

Em algumas espécies, o número cromossômico é diverso sem nenhuma variação morfológica correlata. Autopoliplóides, por exemplo, por vezes não diferem morfologicamente dos seus progenitores diplóides e, por isso, são rotineiramente incluídos na mesma espécie. Os indivíduos diplóides ($2n = 14$) de *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae), que cresce no norte da Califórnia e sul de Oregon, nos Estados Unidos, e os indivíduos tetraplóides ($2n = 28$) de *T. menziesii*, que cresce do centro de Oregon até o Alasca, são muito similares morfologicamente. Já na espécie *Claytonia virginica* (Portulacaceae), que ocorre no leste da América do Norte, a aneuploidia é recorrente: existem 50 números diplóides conhecidos para esta espécie, variando de $2n = 12$ a $2n = 191$.

Quando associadas a variações morfológicas, as diferenças no número cromossômico podem ser reconhecidas taxonomicamente, como nas subespécies de *Asplenium trichomanes* (ver Tabela 4.3). Espécies contidas em gêneros diversos diferem no nível de ploidia. Algumas bétulas (*Betula*, Betulaceae) da América do Norte, por exemplo, incluem diplóides ($2n = 28$: *B. populifolia* e *B. cordifolia*), tetraplóides ($2n = 56$: *B. cordifolia* e *B. papyrifera*), pentaplóides ($2n = 70$: *B. papyrifera*) e hexaplóides ($2n = 84$: *B. papyrifera*).

Diferenças no número cromossômico entre espécies geralmente levam à redução na taxa de fertilidade em híbridos e na criação de barreiras interespecíficas. *Clarkia biloba* (Onagraceae) é uma espécie amplamente distribuída e variável na Califórnia, onde é endêmica, e apresenta $n = 8$. *Clarkia lingulata* ($n = 9$) possui um cromossomo adicional que é derivado de cromossomos de *C. biloba*. As duas espécies diferem apenas no tamanho das pétalas, porém os híbridos entre estas apresentam fertilidade muito baixa. Mudanças de aneuploidia como estas, no entanto, nem sempre levam à especiação, como *Claytonia virginica* e outras espécies com mais de um número cromossômico podem atestar.

O gênero *Lantana* pode ser considerado como um bom exemplo da utilidade taxonômica dos números cromossômicos (ver Tabela 4.3). Este grupo de arbustos tropicais é de difícil categorização taxonômica devido à ocorrência de aneuploidia, poliploidia, hibridização e limites genéticos pouco definidos. Existem dois números básicos (11 e 12) e talvez um terceiro (9) no gênero. Espécies diplóides, com $2n = 22$ ou 24, servem de base para a formação de poliplóides, especialmente tetraplóides ($2n = 44$ ou 48). Triplóides ($2n = 33$ ou 36) são resultados de cruzamentos entre diplóides e tetraplóides.

O número básico 12 caracteriza *Lantana* seção *Callioreas*, e $x = 11$, registrado para *Lantana* seção *Camara*, pode ter evoluído por aneuploidia a partir de $x = 12$. Diversas sinapomorfias aparentes sustentam a monofilia da seção *Camara*, porém a seção *Callioreas* assemelha-se notavelmente a *Lippia*, um grande gênero da mesma família e proximamente relacionado. Estudos adicionais são necessários para elucidar as relações entre estes grupos.

No nível específico, estudos cromossômicos têm contribuído para os estudos morfológicos em *Lantana*. A maioria dos triplóides apresenta alguns cromossomos que não pareiam como bivalentes na meiose. Ao invés disso, ocorrem como **univalentes** (cromossomos solitários para os quais não há homólogos) e multivalentes. A presença de univalentes corrobora a hipótese sustentada pela morfologia da origem híbrida de vários dos triplóides.

A citologia tem fornecido caracteres-chave para a elucidação dos relacionamentos entre as espécies de *Lantana* seção *Camara* da Flórida, Estados Unidos. Estudos baseados em morfologia identificaram inicialmente duas espécies ocorrentes nesse Estado: a nativa *L. depressa* e o tetraplóide introduzido, *L. camara*. Estudos cromossômicos, combinados a outros dados, identificaram três variedades diplóides em *L. depressa* na Flórida (Figura 4.44), cada uma formando híbridos com *L. camara*. Neste exemplo em particular, os números cromossômicos se mostraram cruciais para a melhor compreensão da complexa sistemática deste grupo de *Lantana*.

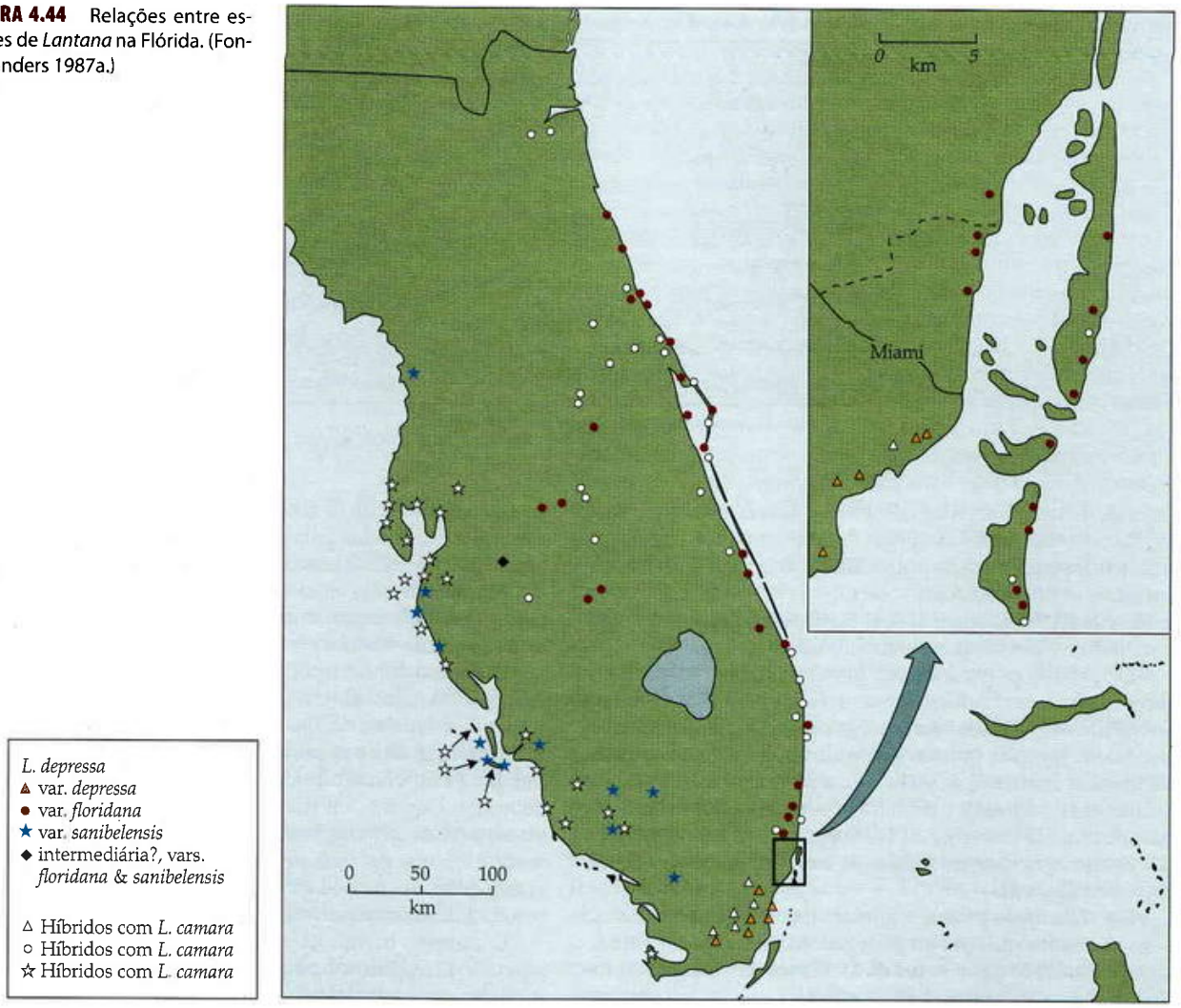


FIGURA 4.44 Relações entre espécies de *Lantana* na Flórida. (Fonte: Sanders 1987a.)

Estrutura dos cromossomos

O número, o tamanho e as características estruturais dos cromossomos constituem o chamado **cariótipo**, que pode ser útil na delimitação de *taxa*. Os cromossomos diferem não apenas em tamanho, mas também no comprimento de seus dois braços (Figura 4.45). A localização do **centrômero**, a região do cromossomo onde se ligam as fibras do fuso que separam as cromátides durante a divisão celular, determina se os braços são mais ou menos iguais ou desiguais em comprimento.

A combinação do tamanho geral do cromossomo e da localização do centrômero permite a individualização dos cromossomos componentes de um genoma. Outras distinções entre os cromossomos podem ser detectadas com o uso de técnicas de coloração de bandas cromossômicas. O mapeamento genômico, uma abordagem fascinante que pode em breve causar um grande impacto em estudos sistemáticos, é discutido no Capítulo 5.

FIGURA 4.45 Cromossomos de *Callisia fragrans* (Commelinaceae), no qual $2n = 12$. Cada estrutura representa um par de cromossomos homólogos. Alguns centrômeros estão indicados por setas. (Fonte: Jones e Jopling 1972.)

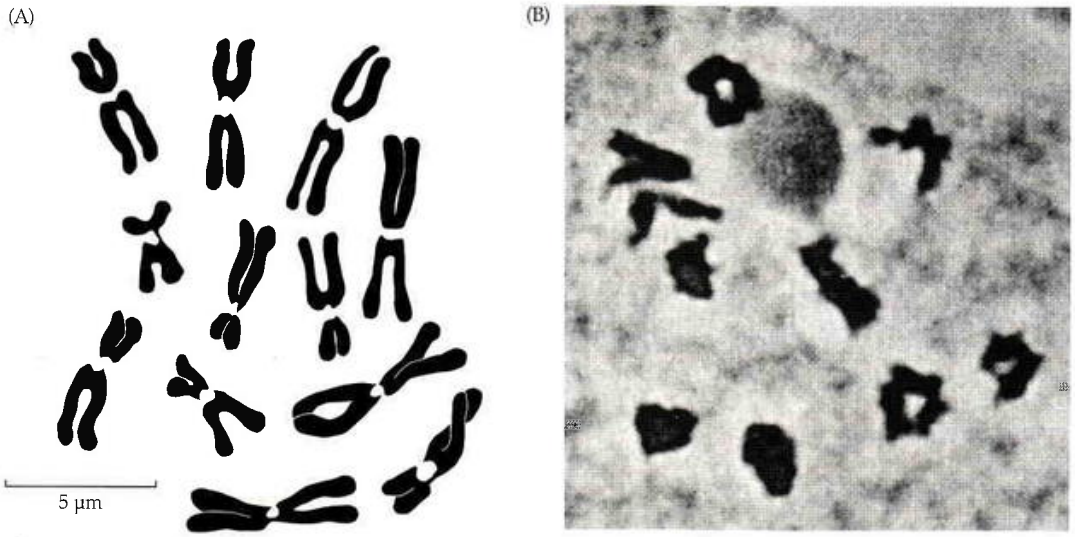


FIGURA 4.46 (A) Mitose em *Rheo spathacea* (Commelinaceae), na qual $2n = 12$. Cada estrutura consiste em duas moléculas de DNA duplicadas (cromátides-irmãs). (Fonte: Jones e Jopling 1972.) (B) Meiose em *Andropogon gyrans* (Poaceae), no qual $n = 10$ (x 940); cada estrutura é um par (um bivalente) de cromossomos homólogos. A esfera parcial logo acima do centro da figura é o nucléolo, onde os ribossomos são produzidos. (Fonte: Campbell 1983.)

Métodos para o estudo dos cromossomos

A determinação do número de cromossomos e outras características do cariótipo é um componente rotineiro da sistemática vegetal. O número cromossômico pode ser estudado em células em processo de divisão tanto mitótica quanto meiótica (Figura 4.46). A mitose é comumente observada em células dos ápices de raiz em crescimento ativo, mas outros tecidos, como as pétalas em expansão, também podem ser usados. Células em meiose são estudadas com mais freqüência do que as em mitose porque fornecem mais informações sobre as relações entre os genomas. **Microsporócitos**, as células que dão origem ao pólen, são usualmente selecionadas para estudos meióticos, porque são mais fáceis de trabalhar do que os megasporócitos, além de serem facilmente removidas das anteras e ocorrerem em grande número.

Protocolos de estudos cromossômicos incluem a coloração de células com o emprego de corantes específicos para cromossomos, como o carmim. O amolecimento dos tecidos facilita a separação e quebra das células, permitindo que os cromossomos fiquem separados e possam, assim, ser individualizados para a contagem. Um estudo cromossômico bem-sucedido pode requerer uma dose considerável de habilidade e paciência, porque os cromossomos podem ser pequenos e numerosos e porque pode ser difícil coletar material durante a fase correta da meiose. (Os métodos são explicados melhor em Darlington e La Cour 1975 e Sessions 1990.)

Atualmente existem procedimentos rápidos para estimar o conteúdo de DNA nuclear, o que muitas vezes está intimamente relacionado com o nível de ploidia. Com a aplicação desses procedimentos, é possível amostrar um grande número de indivíduos para verificação do conteúdo de DNA nuclear e, com base no conhecimento sobre o número cromossômico em uma amostragem menor de indivíduos, ao menos inferir o nível de ploidia (ver, por exemplo, Dickson et al. 1992; Cox et al. 1998; Obermayer et al. 1999; Talent e Dickinsón 2005).

Palinologia

A **palinologia** é o estudo do pólen e dos esporos. Ambos são similares em tamanho, mas os esporos representam o início da geração gametofítica, enquanto os grãos de pólen são os microgametófitos maduros. As camadas externas do pólen e dos esporos, no entanto, são equivalentes e geralmente contêm um composto especial, a esporopolenina, que resiste à degradação por substâncias químicas variadas, bactérias e fungos, além de contribuir na preservação do pólen e dos esporos em sedimentos. Por tais razões, tanto o pólen quanto os esporos têm grande importância em estudos paleobotânicos.

Os esporos das licófitas e monilófitas (samambaias e grupos relacionados) são discutidos em maiores detalhes no Capítulo 8; aqui, o foco da discussão será o pólen. Antes disso, porém, discutiremos brevemente o desenvolvimento da antera.

Desenvolvimento da antera

A maioria das anteras é formada por quatro microsporângios organizados em pares. A parede da antera é formada por várias camadas, sendo que a mais interna, o **tapete**, desempenha um papel crucial no desenvolvimento dos micrósporos e do pólen. Quando o pólen está maduro e as condições do ambiente são propícias, as anteras se abrem e liberam o pólen armazenado.

A abertura, ou deiscência, da maioria das anteras de angiospermas se dá a partir de uma fenda longitudinal em cada lado da antera entre os microsporângios pareados (**deiscência rimosa**, ou **longitudinal**). Em algumas poucas famílias, como Ericaceae e Melastomataceae, o pólen é liberado por uma pequena abertura ou poro no ápice da antera (**deiscência poricida**), enquanto em outras famílias, como Lauraceae, o pólen é liberado quando a antera se abre através de valvas (**deiscência valvar**).

Estrutura do pólen, viabilidade e métodos de estudo

Os grãos de pólen podem ser liberados pela antera individualmente ou em aglomerados de dois, quatro ou muitos. Em muitas espécies de Apocynaceae (p. ex., *Asclepias*) e de Orchidaceae, o pólen é agregado em massas chamadas de **políneas**. Os menores grãos de pólen conhecidos possuem cerca de 10 µm de diâmetro, enquanto os maiores (em Annonaceae) apresentam um diâmetro de 350 µm. Em relação à forma, os grãos de pólen variam desde esféricos a alongados (19 x 520 µm em algumas Acanthaceae).

As duas características estruturais mais importantes dos grãos de pólen são as aberturas e a parede externa. As **aberturas** são áreas na parede do pólen por onde os tubos polínicos emergem durante a germinação. Os grãos de pólen geralmente são descritos de acordo com o formato dessa(s) abertura(s). Aberturas do tipo **colpado** (também referidas como **sulcadas** quando posicionadas no pólo) são longas e sulcadas (Figuras 4.47A,C,E e 4.48A). Aberturas do tipo **porado** são arredondadas e em forma de poro (Figuras 4.47B e 4.48C,D,E,G,H) e as do tipo **zonado** têm um formato de anel ou faixa. Aberturas do tipo **colporada** combinam o sulco das aberturas colpadas e o poro das aberturas poradas (Figuras 4.47D,F e 4.48B). As aberturas podem estar localizadas nos pólos ou no centro do grão de pólen (Figura 4.48A,D), ou podem estar mais uniformemente distribuídas sobre a superfície do grão (Figura 4.48E,G,H).

A natureza e o número de aberturas são constantes em muitos *taxa*. Grãos de pólen **monossulcados** (ver Figuras

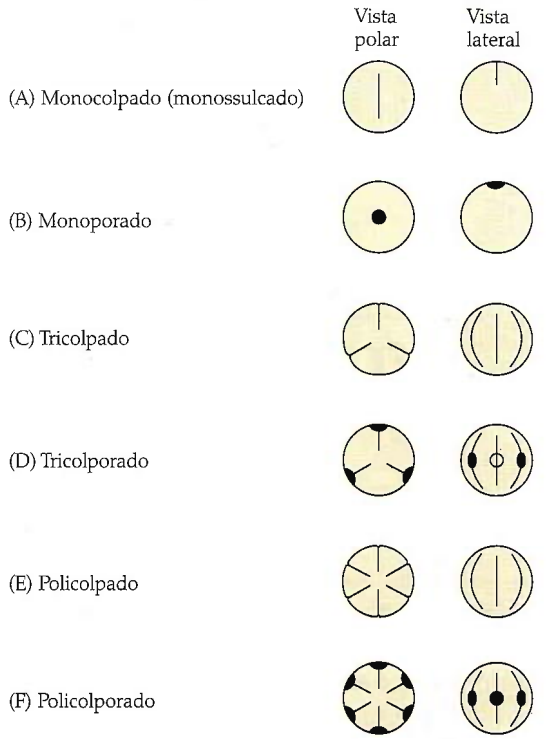
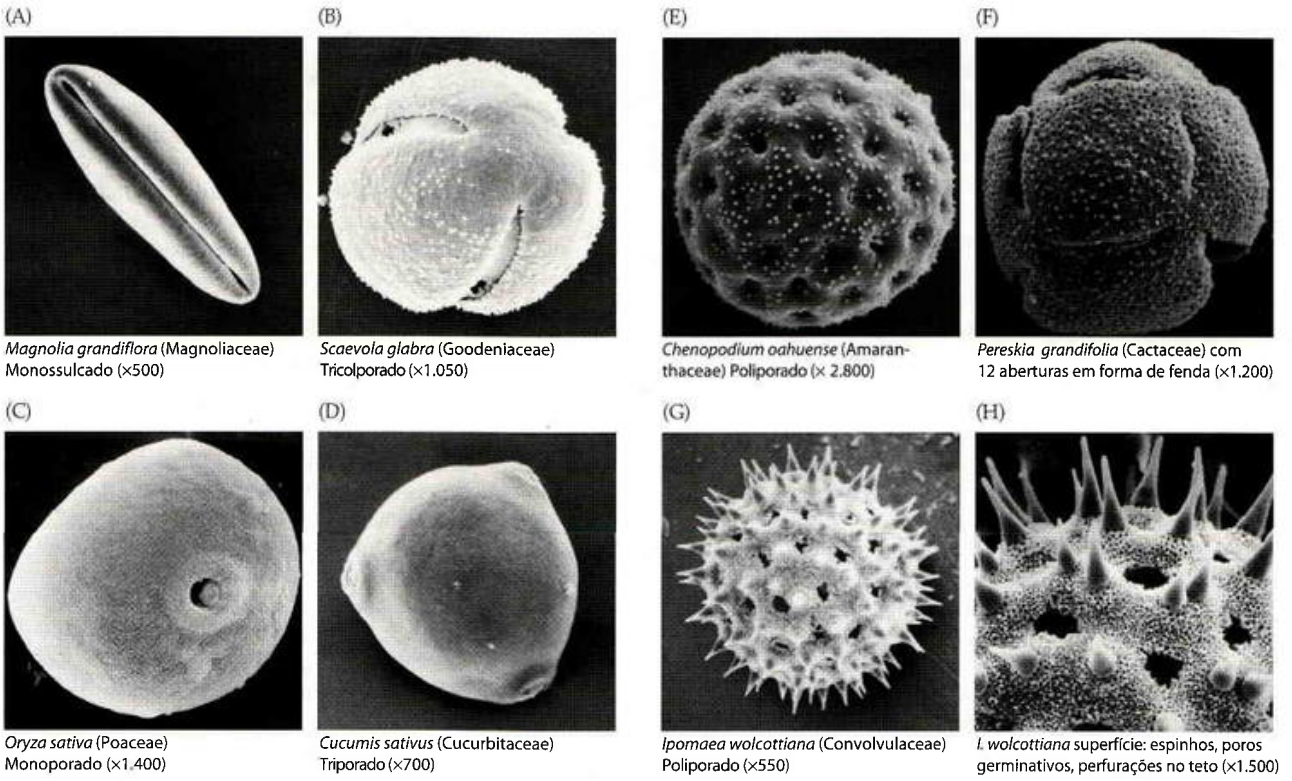


FIGURA 4.47 Alguns tipos de abertura dos grãos de pólen. (Adaptada de Gifford e Foster 1988; Faegri e Iverson 1950.)



Magnolia grandiflora (Magnoliaceae) Monossulcado (×500)

Scaevola glabra (Goodeniaceae) Tricolporado (×1.050)

Chenopodium oahuense (Amaranthaceae) Poliporado (× 2.800)

Pereskia grandifolia (Cactaceae) com 12 aberturas em forma de fenda (×1.200)

Oryza sativa (Poaceae) Monoporado (×1.400)

Cucumis sativus (Cucurbitaceae) Triporado (×700)

Ipomaea wolcottiana (Convolvulaceae) Poliporado (×550)

I. wolcottiana superfície: espinhos, poros germinativos, perfurações no teto (×1.500)

FIGURA 4.48 Imagens de microscopia eletrônica de varredura de tipos representativos de grãos de pólen, mostrando os diferentes tipos de abertura e ornamentação da superfície. (Fonte: Gifford e Foster 1988; fotos originais de J. Ward e D. Sunnell.)

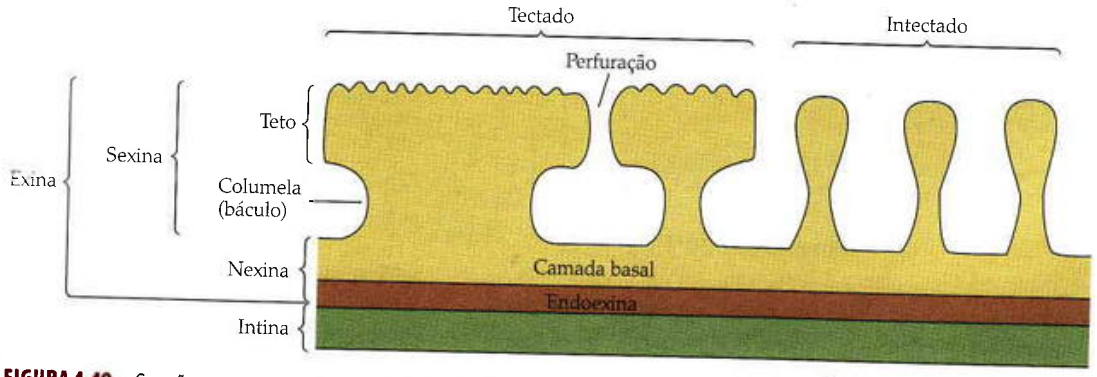


FIGURA 4.49 Secção transversal de parede típica de um grão de pólen de angiosperma (exina e intina). (Adaptada de Gifford e Foster 1988.)

4.47A e 4.48A) caracterizam diversos prováveis grupos de angiospermas basais lenhosas de Magnoliales. As monocotiledôneas também apresentam pólen monossulcado na maioria de seus representantes. Em contraste, os membros de um dos maiores clados de angiospermas – as eudicotiledôneas – possuem grãos de pólen **tricolpados** ou tipos derivados deste (ver Figuras 4.47C,D e 4.48B,D).

A superfície da parede externa do pólen, ou **exina**, pode ser mais ou menos lisa, como em várias espécies polinizadas pelo vento (ver Figura 4.48C,D), ou variavelmente ornamentada com espinhos, estrias, rugosidades, nós e outros tipos de projeções, como na maioria das espécies polinizadas por animais (ver Figura 4.48E-H). Estas projeções da superfície, que promovem a adesão do pólen aos animais polinizadores, representam uma rica fonte de caracteres sistemáticos. Os sistematas de plantas têm feito uso rotineiro de detalhes da estrutura interna da exina como caracteres úteis em diferentes categorias taxonômicas (Figura 4.49).

Durante o desenvolvimento do pólen, o núcleo dos micrósporos se divide em uma pequena **célula generativa** e uma **célula vegetativa** consideravelmente maior. A célula vegetativa direciona o crescimento do tubo polínico, e a célula generativa usualmente divide-se formando dois núcleos espermáticos no interior do tubo em crescimento. Em algumas poucas angiospermas, incluindo algumas tricolpadas e monocotiledôneas, a célula germinativa forma os dois núcleos espermáticos antes da deiscência da antera, sendo o pólen liberado no estágio 3-celular.

O pólen varia grandemente quanto ao seu período funcional (**viabilidade**) após ser liberado pela antera. A viabilidade é consideravelmente afetada pela temperatura e umidade, porém a influência desses fatores depende do grupo taxonômico em questão. Por exemplo, enquanto o pólen das gramíneas é de vida curta, permanecendo às vezes viável por minutos ou horas, o pólen de espécies de outras famílias permanece viável por até alguns anos, se armazenado adequadamente. A viabilidade pode ser avaliada por meio do teste da capacidade de germinação do pólen, da sua atividade metabólica (enzimática) ou da presença ou não de citoplasma.

Características da exina são evidentes quando o grão de pólen é examinado em microscopia eletrônica de varredura (ver Figura 4.48). Com este procedimento, a imagem é formada a partir de feixes de elétrons. A estrutura interna do pólen, especialmente a da exina (ver Figura 4.49), é geralmente examinada com o uso de microscópio eletrônico de transmissão.

Metabólitos secundários

Caracteres bioquímicos de plantas são empregados na taxonomia há pelo menos 100 anos e, de forma indireta – por meio do uso de odores, gostos e aplicações medicinais –, há muito mais tempo. Compostos químicos têm sido largamente utilizados na sistemática vegetal, tanto para análises de variação infra-específica (ver Adams 1977; Harbone e Turner 1984) quanto na determinação de relações filogenéticas entre famílias e outros grandes grupos taxonômicos (ver Dahlgren 1975, 1983; Gershezon e Marby 1983).

Em geral, a ênfase no emprego desses caracteres está na determinação da ausência ou presença de determinado composto em um dado grupo. Vários compostos, no entanto, podem ser formados por meio de diferentes vias biossintéticas, por isso muita atenção tem sido dada atualmente na elucidação dessas vias. Duas categorias principais de compostos químicos de importância sistemática podem ser reconhecidas: compostos que não participam de funções metabólicas essenciais na planta, chamados **metabólitos secundários**, e as moléculas que desempenham funções essenciais na planta: proteínas, DNA e RNA. As proteínas são discutidas no final deste capítulo, e o uso taxonômico do DNA e do RNA é apresentado em detalhes no Capítulo 5.

A maioria dos metabólitos secundários funciona na defesa contra predadores e patógenos, como agentes alelopáticos ou como elementos atrativos na polinização e na dispersão dos frutos (Swain 1973; Levin 1976; Cronquist 1977). As categorias principais de metabólitos secundários são discutidas brevemente a seguir, e aspectos importantes de sua ocorrência em angiospermas são destacados. (Para informações mais detalhadas sobre as categorias de metabólitos secundários e seu uso taxonômico, ver Gibbs 1974; Young e Seigler 1981; Gershenzon e Marby 1983; Goodwin e Mercer 1983; Harborne 1984; Harborne e Turner 1984; Kubitzki 1984; Giannasi e Crawford 1986; Stuessy 1990).

Alcalóides

Alcalóides são compostos estruturalmente diversos (Robinson 1981) e derivados do ácido mevalônico ou de diferentes

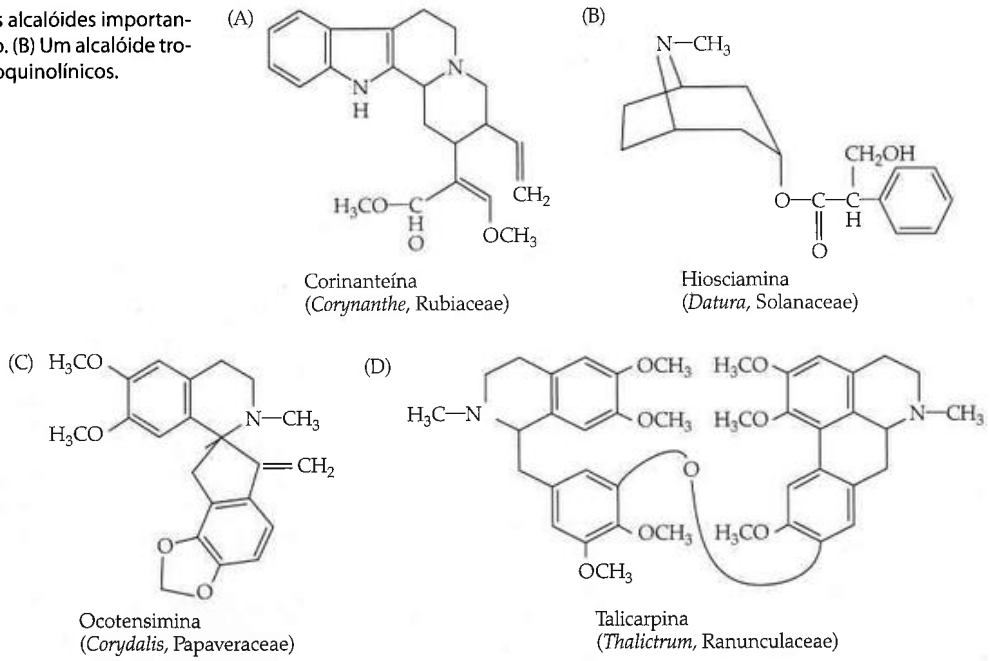


FIGURA 4.50 Esrutura de alguns alcalóides importantes. (A) Um alcalóide secologânico. (B) Um alcalóide tropânico. (C, D) Alcalóides benzil isoquinolínicos.

aminoácidos, a partir de diversas rotas biossintéticas. Como característica comum, eles apresentam atividade fisiológica em animais, na maior parte dos casos mesmo em concentrações muito baixas, e vários são rotineiramente utilizados na medicina (p. ex., cocaína, morfina, atropina, colchicina, quinina e estricnina). Algumas poucas classes de alcalóides são representadas na Figura 4.50 (ver também Li e Willaman 1976).

Alcalóides indólicos da classe da secologanina (Figura 4.50A) ocorrem somente em Apocynaceae, Gelsemiaceae, Loganiaceae e Rubiaceae, todas pertencentes à ordem Gentianales. **Alcalóides tropânicos** (Figura 4.50B) ocorrem em diversas famílias de angiospermas, porém tipos similares são característicos de Solanaceae e Convolvulaceae, ambas pertencentes à ordem Solanales. **Alcalóides benzil isoquinolínicos** (Figura 4.50 C,D) ocorrem em diversos membros de Magnoliales, Laurales e Ranunculales, assim como em Nelumbonaceae. Outros grupos, como os **alcalóides, isoprenóides** e **alcalóides pirrolizidínicos,** estão presentes em diversas famílias não relacionadas de angiospermas e por isso possuem reduzido valor sistemático.

Betalaínas e antocianinas

Betalaínas são pigmentos nitrogenados vermelhos ou amarelos (Figura 4.51A,B) de ocorrência restrita às famílias de Caryophyllales, com exceção de Caryophyllaceae e Molluginaceae (Clement et al. 1994). Por outro lado, os pigmentos azuis, vermelhos, amarelos ou púrpura da maioria das demais plantas são **antocianinas** (um grupo de flavonóides) (Figura 4.51C,D).

As betalaínas e as antocianinas são mutualmente exclusivas: elas nunca foram encontradas conjuntamente na mesma espécie. Estes dois tipos de pigmentos, que ocorrem nas partes do perianto, são obviamente importantes na atração de polinizadores, mas também podem estar presentes nos ramos novos, no caule, nos frutos e até mesmo nas raízes de algumas espécies, e provavelmente desempenham funções adicionais, como a absorção de raios ultravioleta e proteção contra a herbivoria.

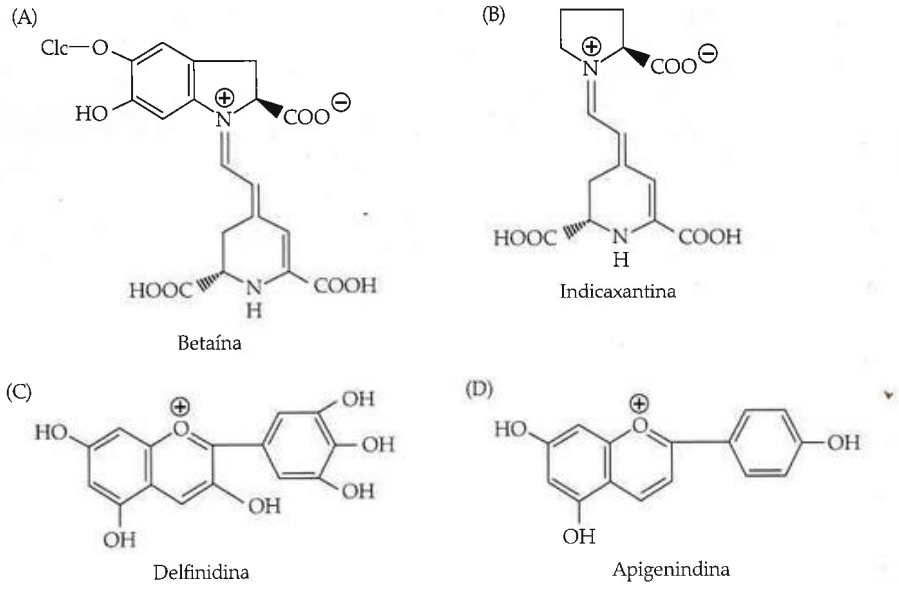
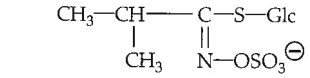
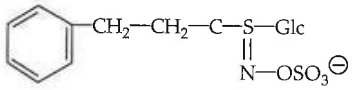


FIGURA 4.51 Estrutura de algumas betalaínas (A, B) e antocianinas (C, D) importantes.



Isopropilglucosinolato
(*Tropaeolum*, Tropaeolaceae)



2-Feniletilglucosinolato
(*Rorippa*, Brassicaceae)

FIGURA 4.52 Estrutura de alguns glucosinolatos importantes.

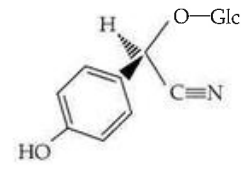
Glucosinolatos

Os **glucosinolatos** (Figura 4.52), também chamados de glicosídeos de óleo de mostarda, são hidrolisados por enzimas conhecidas como mirosinases para produzir uma classe de compostos de forte odor e sabor: os óleos de mostarda. A presença de glucosinolatos é uma sinapomorfia da ordem Brassicales. Os glucosinolatos de Brassicaceae, Resedaceae e Tovariaceae, famílias que constituem o núcleo principal das Brassicales, são mais complexos do ponto de vista biossintético do que aqueles presentes nas demais famílias da ordem. O conjunto de evidências atuais sugere que estes compostos evoluíram apenas duas vezes, primeiramente no ancestral comum de Brassicales e, novamente, no ancestral comum das espécies de *Drypetes* (Putranjivaceae; ver discussão sobre Euphorbiaceae) (Rodman et al. 1998).

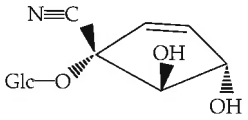
Glicosídeos cianogênicos

Os glicosídeos cianogênicos (Figura 4.53) são compostos de defesa hidrolisados por diversas enzimas para liberar cianeto de hidrogênio (Hegnauer 1977), processo este denominado **cianogênese**. A cianogênese é um processo comum em angiospermas, sendo que cinco diferentes tipos biossintéticos de glicosídeos cianogênicos são conhecidos até então.

Alguns tipos biossintéticos parecem ter evoluído de forma independente diversas vezes, mas outros, como os **glicosídeos cianogênicos ciclopentenóides,** são mais restritos em sua ocorrência. (No caso, são conhecidos para Achariaceae, Passifloraceae, Turneraceae e Malesherbiaceae.) Glicosídeos cianogênicos sintetizados a partir da leucina são comuns em Rosaceae (*Prunus* e tribo Pyreae). Compostos cianogênicos similares são encontrados em Fabaceae e Sapindaceae. Já os glicosídeos cianogênicos derivados da tirosina são comuns em diversas famílias de Magnoliales e Laurales.

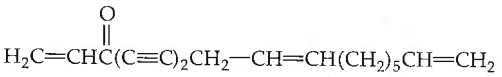


Taxifilina
(*Liriodendron*, Magnoliaceae)



Ginocardina
(*Gynocardia*, Achariaceae)

FIGURA 4.53 Estrutura de alguns glicosídeos cianogênicos importantes.



Dehidrofalcarinona
(*Artemisia*, Asteraceae)

FIGURA 4.54 Estrutura de um importante poliacetileno.

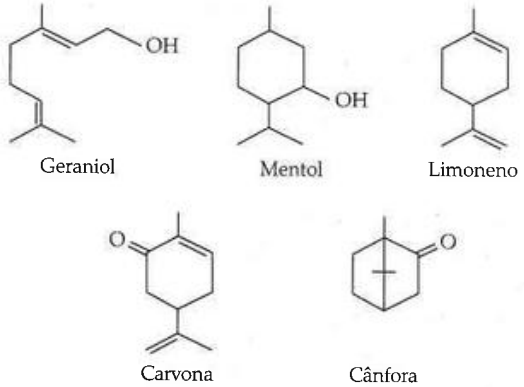
Poliacetilenos

Os **poliacetilenos** (Figura 4.54) são um grande grupo de metabólitos secundários não-nitrogenados formados pela ligação de unidades de acetato via ácidos graxos. Estes compostos caracterizam um grupo de famílias de asterídeas relacionadas, tais como Asteraceae, Apiaceae, Pittosporaceae, Campanulaceae, Goodeniaceae e Caprifoliaceae. **Poliacetilenos do tipo falcarinona** são exclusivos de Apicaceae, Araliaceae e Pittosporaceae. Estas três famílias também apresentam classes similares de óleos essenciais, saponinas do tipo oleanano e ursano, ésteres de ácido caféico, furanocomarinas e flavonóides.

Terpenóides

Os **terpenóides** constituem um grande grupo de metabólitos secundários estruturalmente diversos e importantes em numerosas interações bióticas (Goodwin 1971). Eles são formados pela união de unidades de isopentenil difosfato de cinco carbonos formadas pela via do ácido mevalônico. Os terpenóides têm ampla ocorrência em plantas, e muitos desempenham funções fisiológicas primárias como componentes de esteróides associados à membrana plasmática, pigmentos carotenóides, na cadeia lateral fitil da molécula de clorofila e nos hormônios vegetais, ácido giberelínico e ácido abscísico.

A distribuição de alguns poucos tipos de terpenóides, no entanto, é de grande interesse taxonômico. Os **monoterpenóides** voláteis (Figura 4.55) e os **sesquiterpenóides** (compostos de 10 carbonos e 15 carbonos, respectivamente) são os componentes principais dos **óleos essenciais** (ou **aromáticos**) característicos de Magnoliales, Laurales, Austrobaileyales e Piperales, assim como de clados distantemente relacionados, como as Myrtaceae, Rutaceae, Apiales, Lamiaceae, Verbenaceae e Asteraceae. Estes compostos ocorrem não somente em tecidos vegetativos, no interior de células esféricas ou em cavidades ou canais variados no tecido pa-



Geraniol | Mentol | Limoneno

Carvona | Cânfora

FIGURA 4.55 Estrutura de alguns monoterpenóides importantes.

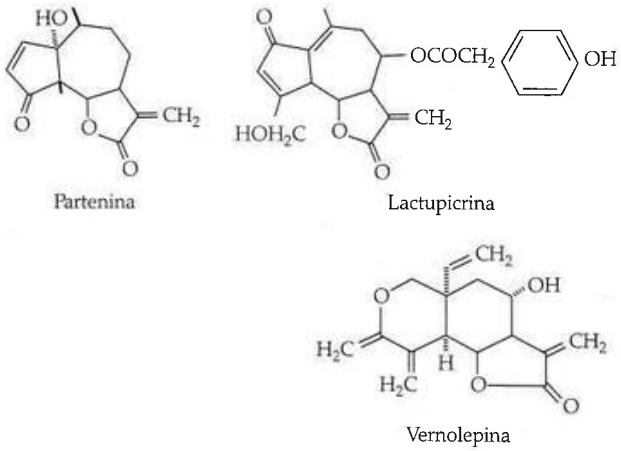


FIGURA 4.56 Estrutura de alguns sesquiterpenos lactônicos importantes.

renquimático, mas também em glândulas florais, de onde são liberados e geralmente funcionam como elementos atrativos de odor da flor.

Lactonas sesquiterpênicas (Figura 4.56) são conhecidas principalmente em Asteraceae (grupo no qual são particularmente diversos e de grande utilidade taxonômica; Seaman 1982), mas também ocorrem em outras poucas famílias, como Apiaceae, Magnoliaceae e Lauraceae.

Diversos **diterpenóides** (com 20 carbonos), **triterpenóides** (com 30 carbonos) e **esteróides** (triterpenos baseados no sistema de anéis do ciclopentano peridro-fenantreno) estão amplamente distribuídos e também possuem alguma importância sistemática (Young e Seigler 1981). O triterpenóide **betulina** ocorre na casca do tronco de *Betula papyrifera* e espécies relacionadas; ele é um composto impermeável à água, altamente inflamável e aparentemente restrito a este grupo de plantas. A betulina é útil do ponto de vista taxonômico na delimitação de espécies (O'Connell et al. 1988). **Saponinas triterpênicas** ocorrem em Apiaceae e Pittosporaceae, sustentando a hipotética relação filogenética relatada para estas duas famílias.

Os **limonóides** e os **quassinóides**, compostos derivados de triterpenóides, apresentam biossíntese similar e são conhecidos para Rutaceae, Meliaceae e Simaroubaceae, pertencentes à ordem Sapindales. A presença de quassinóides com sabor bastante forte e acentuado constitui uma sinapomorfia

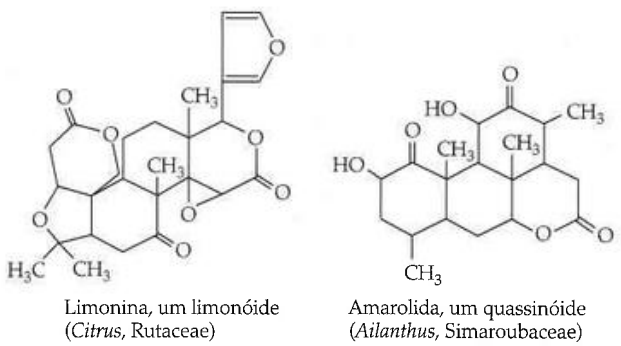


FIGURA 4.57 Estrutura de alguns derivados de triterpenóides importantes.

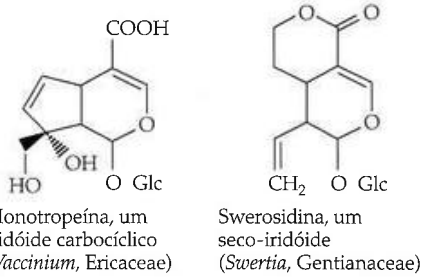


FIGURA 4.58 Estrutura de alguns iridóides importantes.

para Simaroubaceae (incluindo *Leitneria*). **Cardenolídeos** são glicosídeos altamente tóxicos de um tipo de esteróide de 23 carbonos que ocorre em Ranunculaceae, Euphorbiaceae, Apocynaceae, Liliaceae e Plantaginaceae.

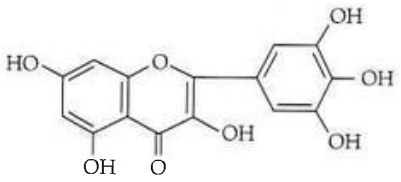
Iridóides são derivados de monoterpenóides de 9 ou 10 carbonos que geralmente ocorrem como glicosídeos ligados a oxigênio (Figura 4.58). Compostos iridóides são encontrados em diversas famílias de Asterídeas, e as classes de iridóides têm sido usadas para sustentar relações dentro deste grande clado (Jensen et al. 1975; Jensen 1992). **Seco-iridóides,** por exemplo, um grupo quimicamente derivado de composto iridóide que não possui um anel carbocíclico, ocorrem nas Gentianales, Dipsacales e em algumas famílias de Cornales e Asterales. Por outro lado, **iridóides carbocíclicos,** grupo com dois anéis carbocíclicos dos quais um é composto inteiramente de carbono, ocorrem exclusivamente em Lamiales, exceto em Oleaceae, Tetrachondraceae e Gesneriaceae. A presença de iridóides em Ericales e Cornales fornece evidências de que essa ordem pertence ao grande clado das Asterídeas, embora ela tenha sido freqüentemente excluída do grupo por diferentes autores (ver Cronquist 1981).

Flavonóides

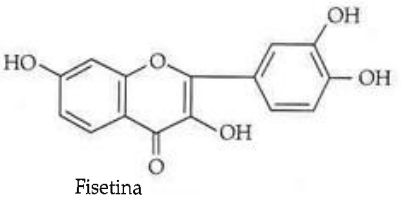
Os **flavonóides** (Figura 4.59) são compostos fenólicos que geralmente ocorrem na forma de um sistema de anéis derivados a partir da ciclização de uma forma intermediária de um derivado do ácido cinâmico e três moléculas de malonil-CoA. Estes compostos provavelmente atuam na defesa do vegetal contra herbívoros e na regulação do transporte de auxina. Os flavonóides têm sido extensivamente empregados na sistemática vegetal, provavelmente devido a sua facilidade de extração e identificação. Eles são conhecidos para a maioria das embriófitas (e também para algas Charophyta) e possuem uma ampla variedade de substituintes ligados a um sistema comum de anéis.

Embora úteis principalmente na determinação de relacionamentos entre espécies próximas (ou em estudos de variação infra-específica), os flavonóides também podem ser úteis na determinação das relações filogenéticas em níveis taxonômicos superiores (Bate-Smith 1968; Crawford 1978; Gornall et al. 1979; Harborne e Turner 1984). Por exemplo, a presença de determinados 5-deoxiflavonóides em *Amphipterygium* (que tem sido freqüentemente segregado em uma família própria, Julianiaceae; ver Cronquist 1981) sustentam o seu posicionamento em Anacardiaceae.

Por fim, os perfis de flavonóides têm-se mostrado bastante úteis em estudos de hibridização interespecífica (ver Alston e Turner 1963; Smith e Levin 1963; Crawford e Giannasi 1982).



Myricetina
(*Limnanthes*, Limnanthaceae)



Fisetina
(*Amphipterygium*, Anacardiaceae)

FIGURA 4.59 Estrutura de alguns flavonóides importantes.

Proteínas

As **proteínas** representam uma classe extremamente diversificada de moléculas formada por aminoácidos unidos entre si por ligações peptídicas. A cadeia resultante de aminoácidos – uma **cadeia polipeptídica** – é dobrada e curvada tridimensionalmente, resultando em uma enormidade de formas moleculares. As proteínas funcionam como enzimas, moléculas armazenadoras, moléculas transportadoras, pigmentos e componentes estruturais. Esta classe de compostos vem sendo rotineiramente usada com diferentes propósitos, incluindo o seqüenciamento de aminoácidos e a serologia sistemática (isto é, o uso de reações imunológicas para determinar o grau de similaridade protéica entre diferentes *taxa*), embora o DNA tenha recentemente substituído as proteínas como fonte de informação na sistemática vegetal. O uso do DNA na sistemática é detalhado no próximo capítulo.

BIBLIOGRAFIA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

Os itens indicados com asterisco são recomendados especialmente para aqueles leitores que estão interessados em obter informações adicionais sobre os tópicos discutidos neste capítulo.

Morfologia

Baumann-Bodenheim, M. G. 1954. Prinzipien emes Fruchtsystems der Angiospermen. *Buli. Soe. Bot. Suisse* 64: 94-112.

Bell, A. D. 1991. *Plantform: An illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press, Oxford.

Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 407-427.

Brouwer, Y. M. and H. T. Clifford. 1990. An annotated list of domatia-bearing species. *Notes JodrellLab.* 12:1-50.

Corner, E. J. H. 1976. *The seeds of dicotyledons*. 2 vols. Cambridge University Press, Cambridge.

Correu, D. S. and H. B. Correll. 1982. *Flora of the Bahama Archipelago*. J. Cramer, Vaduz, Germany. [Contém numerosos diagramas florais.]

Cullen, J. 1978. A preliminary survey of ptyxis (vernation) in the angiosperms. *Notes R. Bot. Gard. Edinburgh* 37: 161-214.

D'Arcy, W. G. and R. C. Keating. 1996. *The anther: Form, function and phylogeny*. Cambridge University Press, Cambridge.

Davis, P. H. and V. H. Heywood. 1963. *Principies of angiosperm taxonomy*. Van Nostrand, Princeton, NJ. [Contém um capítulo detalhado sobre a utilização de caracteres morfológicos e anatômicos em sistemática vegetal.]

*Dilcher, D. 1974. Approaches to the Identification of angiosperm leaf remains. Bot. *Rev.* 40: 1—157. [Um resumo muito detalhado sobre as folhas das angiospermas.]

*Endress, P. K. 1994. *Diversity and evolution of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge. [Um apresentação detalhada sobre a estrutura e função das flores tropicais.]

Endress, P. K. 2003. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era. Bof. *Rev.* 68: 545-570.

Endress, P. K., P. Baas and M. Gregory. 2000. Systematic plant morphology and anatomy—50 years of progress. *Taxon* 49: 401-434.

-Hallé, F., R. A. A. Oldeman and P. B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests: An architectural analysis*. Springer, Berlin.

*Harris, J. G. and M. W. Harris. 1994. *Plant identification terminology: An illustrated glossary*. Spring Lake Publishing, Spring Lake, UT.

Heslop-Harrison, Y. 1981. Stigma characteristics and angiosperm taxonomy. *Nordic J. Bot.* 1: 401-420.

*Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Am. J. Bot.* 60: 17-33. [Um resumo detalhado de termos relacionados às folhas das "dicotiledôneas".]

Hickey, L. J. and J. A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 538-589. [Repare no tratamento especialmente cuidadoso dos tipos de dentes foliares.]

Jackson, B. D. 1928. *A glossary of botanic terms, with their derivation and accent*, 4th ed. Duckworth, London.

Keller, R. 1996. *Identification of tropical woody plants in the absence of flowers and fruits: A field guide*. Birkhauser, Basel, Switzerland.

*Kiger, R. W. and D. M. Porter. 2001. *Categorical glossary for the Flora of North America project*. Hunt Institute for Botanical Documentation, Carnegie Mellon University, Pittsburgh, PA.

Lawrence, G. H. M. 1951. *Taxonomy of vascular plants*. Macmillan, New York. [O Apêndice II é um glossário ilustrado de termos taxonômicos.]

Leaf Architecture Working Group. 1999. *Manual of leaf architecture—morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms*. Published by the authors, Washington, D.C.

Nettancourt, D. de. 1984. Incompatibility. In *Cellular interactions encyclopedia of plant physiology*, H. F. Linskens and J. Heslop-Harrison (eds.), new series, vol. 17, 624-639. Springer, Beriin.

O'Dowd, D. J. and R. W. Pemberton. 1998. Leaf domatia and foliar mite abundance in broadleaf deciduous forest of North Ásia. *Am. J. Bot.* 85: 70-78.

Payne, W. W. 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30: 239-255.

Pemberton, R. W. and C. E. Turner. 1989. Occurrence of predatory and fungivorous mites in leaf domatia. *Am. J. Bot.* 76: 105-112.

Philipson, W. R. 1977. Ovular morphology and the classification of dicotyledons. *Plant Syst. Evol*, suppl. 1: 123-140.

Porter, C. L. 1967. *Taxonomy of flowering plants*, 2nd ed. Freeman, San Francisco. [Contém numerosos diagramas florais.]

Rendle, A. B. 1925. *The classification of plants*. 2 vols. Cambridge University Press, Cambridge.

Richards, A. J. 1986. *Plant breeding systems*. Allen and Unwin, London.

Singer, S. R. 1997. Plant life cycles and angiosperm development. In *Embryology: Constructing the organism*, S. F. Gilbert and A. M. Raunio (eds.), 493-514. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Stearn, W. T. 1992. *Botanical Latin*, 4th ed. David and Charles, London.

Stuessy, T. S. 1990. *Plant taxonomy: The systematic evaluation of comparative data*. Columbia University Press, New York. [Contém um

capítulo sobre a utilização de caracteres morfológicos em sistemática vegetal.]

Stuessy, T. S., V. Mayer and E. Hörandl (eds.). 2003. *Deep morphology: Toward a renaissance of morphology in plant systematics.* A. R. G. Gautner Verlag K. G. Ruggell, Liechtenstein.

Tryon, R. 1960. A glossary of some terms relating to the fern leaf. *Taxon 9*:104-109.

van Balgooy, M. M. J. 1997. *Malesian seed plants.* Vol. 1: *Spot-characters. An aid for Identification of families and genera.* Rijksherbarium/Hortus Botanicus, Leiden, Netherlands.

Walker-Larsen, J. and L. D. Harder. 2000. The evolution of staminodes in angiosperms: Patterns of stamen reduction, loss, and functional reinvention. *Am. J. Bot. 87:* 1367-1384.

Walters, D. R. and D. J. Keil. 1995. *Vascular plant taxonomy,* 4th ed. Kendall/Hunt, Dubuque, IA.

*Weberling, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences* (R. J. Pankhurst, trans.). Cambridge University Press, Cambridge. [Inclui uma apresentação detalhada sobre a variação de morfologia floral e de inflorescências, bem como dos termos associados.]

Willson, M. F. 1983. *Plant reproductive ecology.* Wiley, New York.

*Zomlefer, W. B. 1994. *Guide to flowering plant families.* University of North Carolina Press, Chapei Hill. [Contém um glossário belamente ilustrado dos termos morfológicos mais utilizados.]

Biologia da Polinização

Arditti, J. 1992. *Fundamentals of orchid biology.* Wiley, New York.

Carthew, S. M. and R. L. Goldingay. 1997. Non-flying mammals as pollinators. *Trends Ecol. Evol.* 12: 104-108.

Cox, P. A. 1988. Hydrophyllous pollination. *Annu. Rev.* Ecol. *Syst.* 19: 261-280.

Darwin, C. 1862. *The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects.* Murray London.

Darwin, C. 1876. *The effect of cross-and self-fertilization in the vegetable kingdom.* Murray, London.

Darwin, C. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species.* Murray, London.

*Faegri, K. and L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology,* 3rd ed. Pergamon, Oxford.

Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand J. Bot. 17:* 607-635. [Muitos artigos deste volume abordam a biologia reprodutiva de angiospermas.]

Gibernau, M., D. Barabé and D. Labat. 2000. Flowering and pollination of *Philodendron melinonii* (Araceae) in French Guiana. *Plant Biol. 2:* 331-334.

Johnson, S. D., A. Pauw and J. Midgley. 2001. Rodent pollination in the African lily *Müssonia depressa* (Hyacinthaceae). *Am. J. Bot. 88:* 1768-1773.

Lewis, D. 1949. Incompatibility in flowering plants. *Biol. Rev.* 24: 472-496.

Nilsson, L. A. 1992. Orchid pollination biology. *Trends Ecol. Evol. 7:* 255-259.

Ortiz, P. L., M. Arista and S. Talavera. 2000. Pollination and breeding system of *Putoria calabrica* (Rubiaceae), a Mediterranean dwarf shrub. *Plant Biol. 2:* 325-330.

Pellmyr, O. 2003. Yuccas, yucca moths, and coevolution: A review. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 90: 35-55.

Pellmyr, O., J. N. Thompson, J. M. Brown and R. G. Harrison. 1996. Evolution of pollination and mutualism in the yucca moth lineage. *Am. Nat.* 148: 827-847.

Proctor, M. and P. Yeo. 1972. *The pollination of flowers.* Taplinger, New York.

Troctor, M., P. Yeo and A. Lack. 1996. *The natural history of pollination.* Timber Press, Portland, OR.

Real, L. (ed.) 1983. *Pollination biology.* Academic Press, Orlando, FL.

Tschapka, M. and O. von Helversen. 1999. Pollinators of syntopic *Marcgravia* species in Costa Rican lowland rain forest: Bats and opossums. *Plant Biol. 1:* 382-388.

Tschapka, M., O. von Helversen and W. Barthlott. 1999. Bat pollination of *Weberocereus tunilla,* an epiphytic rain forest cactus with functional flageliflory. *Plant Biol.* 1: 554-559.

van der Pijl, L. and C. H. Dodson. 1966. *Orchid flowers: Their pollination and evolution.* University of Miami Press, Coral Gables, FL.

Inflorescências, Frutos e Sementes

Gray A. 1877. *Gray's lessons in botany and vegetable physiology.* Ivison, Blackman, Taylor, New York. [Contém uma classificação artificial dos tipos de frutos.]

Judd, W. S. 1985. A revised traditional/descriptive classification of fruits for use in floristics and teaching. *Phytologia* 58: 233-242.

Spjut, R. W. 1994. A systematic treatment of fruit types. *Mem. N.Y. Bot. Gard.* 70: 1-182.

Troll, W. 1964/1969. *Die Infloreszenzen, Typologie una Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. 2* vols. Gustav Fischer, Jena, Germany.

*van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants.* McGraw-Hill, New York.

Weberling, F. 1965. Typology of inflorescences. *J. Linnean Soc. Bot.* 59: 215-221.

*Weberling, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences* (R. J. Pankhurst, trans.). Cambridge University Press, Cambridge.

Anatomia

Ayensu, E. S. 1972. *Anatomy of the monocotyledons.* Vol. 6: *Dioscoreales.* Clarendon, Oxford.

Baas, P. 1982. *New perspectives in wood anato-my.* Nijhoff/Junk, The Hague, Netherlands.

Baas, P, E. Wheeler and M. W. Chase. 2000. Dicotyledonous wood anatomy and the APG system of angiosperm classification. *Bot. J. Linnean Soc.* 134: 3-17.

Bailey, L W. 1933. The cambium and its derivative tissues. VIII. Structure, distribution and diagnostic significance of vestured pits in dicotyledons. *J. Arnold Arbor.* 14: 259-273.

Bailey, I. W. 1944. The development of vessels in angiosperms and its significance in morphological research. *Am. J. Bot.* 31: 421-428.

Bailey, I. W. 1951. The use and abuse of anatomical data in the study of phylogeny and classification. *Phytomorphology 1:* 67-69.

Bailey, I. W. 1957. The potentialities and limitations of wood anatomy in the phylogeny and classification of angiosperms. *J. Arnold Arbor.* 38: 243-254.

Bailey, I. W. and W. W. Tupper. 1918. Size variations in tracheary cells. I. A comparison between the secondary xylems of vascu-lar cryptogams, gymnosperms, and an-giosperms. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* 54: 149-204.

Barthlott, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: Systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic J. Bot.* 1: 345-355.

Barthlott, W. 1990. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants. In *Applications of the scanning EM in taxonomy and functional morphology,* D. Claugher (ed.), 69-94. Clarendon, Oxford.

*Barthlott, W., C. Neinhuis, D. Cutler, F. Ditsch, I. Meusel, I. Theisen and H. Wilhelmi. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot. J. Linnean Soc.* 126: 237-260.

*Behnke, H.-D. 1972. Sieve-element plastids in relation to angiosperm systematics: An attempt towards a classification by ultrastructural analysis. *Bot. Rev.* 38: 155-197.

*Behnke, H.-D. 1975.The bases of angiosperm phylogeny: Ultrastructure. *Ann. Missouri Bot. Gard. 62:* 647-663.

Behnke, H.-D. 1977. Transmission electron microscopy and systematics of flowering plants. *Plant Syst. Evol.*, suppl. 1: 155-178.

Behnke, H.-D. 1981. Sieve-element characters. *Nordic. J. Bot.* 1: 381-400.

Behnke, H.-D. 1991. Distribution and evolution of forms and types of sieve-element plastids in the dicotyledons. *Aliso* 13: 167-182.

Behnke, H.-D. 1994. Sieve-element plastids: Their significance for the evolution and systematics of the order. In *Caryophyllales,* H.-D. Behnke and T. J. Mabry (eds.), 87-121. Springer, Berlin.

Behnke, H.-D. 2000. Forms and sizes of sieve-element plastids and evolution of the monocotyledons. In *Monocots: Systematics and evolution,* K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 163-188. CSIRO, Collingwood, Austrália.

Behnke, H.-D. and W. Barthlott. 1983. New evidence from ultrastructural and micromorphological fields in angiosperm classification. *Nordic. J. Bot.* 3: 43-66.

*Carlquist, S. 1961. *Comparative plant anatomy: A guide to taxonomic and evolutionary applications of anatomical data in angiosperms.* Holt, Rinehart & Winston, New York.

Carlquist, S. 1988. *Comparative wood anatomy.* Springer Verlag, Berlin.

Cutler, D. F. 1969. *Anatomy of the monocotyledons. Vol. 4: Juncales.* Clarendon, Oxford.

Davis, P. H. and V. H. Heywood. 1973. *Principles of angiosperm taxonomy.* Krieger, New York. [Capítulo sobre morfologia, anatomia, palinologia e embriologia.]

*Dickison, W. C. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative anatomy. *Ann. Missouri Bot. Gard. 62:* 590-620.

*Dickison, W. C. 2000. *Integrative plant anatomy.* Harcourt/Academic Press, San Diego, CA. [Inclui capítulos que abordam a utili-

dade de caracteres anatômicos em estudos morfológicos e sistemáticos.]
Esau, K. 1965. *Plant anatomy*, 2nd ed. Wiley, New York.
*Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*, 2nd ed. Wiley, New York.
Evans, R. C. and T. A. Dickinson. 1996. North American black-fruited hawthorns. II. Floral development of 10- and 20-stamen morphotypes in *Crataegus* section *Douglasii* (Rosaceae: Maloidese). *Am. J. Bot.* 83: 961-978.
*Eyde, R. H. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Floral anatomy. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 521-537.
*Hickey, L. J. and J. A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard. 62:* 538-589.
Howard, R. A. 1974. The stem-node-leaf continuum of the Dicotyledoneae. *J. Arnold Arbor.* 55:125-181.
Jansen, S., P. Baas and E. Smets. 2001.Vestured pits: Their occurrence and systematic importance in eudicots. *Taxon* 50: 135-167.
Keating, R. C. 1984 [1985]. Leaf anatomy and its contribution to relationships in Myrtales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 801-823.
Leins, P. 1964. Das zentripetale und zentrifugale Androeceum. *Berichte Deutsch. Bot. Gesellsch. 77:* 22-26.
Leins, P. and C. Erbar. 1997. Floral developmental studies: Some old and new questions. *Int. J. Plant Sci.* 158: 3-12.
Leins, P. and C. Erbar. 2003. Floral developmental features and molecular data in plant systematics. In *Deep morphology: Toward a renaissance of morphology in plant systematics*, T. F. Stuessy, V. Mayer and E. Hörland (eds.), 81-105. A. R. G. Gauter Verlag K. G. Ruggell, Lichtenstein.
Metcalfe, C. R. 1960. *Anatomy of the monocotyledons.* Vol. 1: *Gramineae.* Clarendon, Oxford.
Metcalfe, C. R. 1966. Distribution of latex in the plant kingdom. *Notes Jodrell Lab.* 3: 1-18.
Metcalfe, C. R. 1971. *Anatomy of the monocotyledons.* Vol. 5: *Cyperaceae.* Clarendon, Oxford.
Metcalfe, C. R. and L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons. 2* vols. Clarendon, Oxford.
*Metcalfe, C. R. and L. Chalk. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*, 2nd ed.Vol. 1: *Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject.* Clarendon, Oxford.
*Metcalfe, C. R. and L. Chalk. 1983. *Anatomy of the dicotyledons*, 2nd ed. Vol. 2: *Wood structure and conclusion of the general introduction.* Clarendon, Oxford.
Owens, S. A. 2000. Secondary and tertiary pulvini in the unifoliate leaf of *Cercis canadensis* L. (Fabaceae) with comparison to *Bauhinia purpurea* L. *Int. J. Plant Sci.* 161: 583-597.
Payne, W. W. 1979. Stomatal patterns in embryophytes: Their evolution, ontogeny and classification. *Taxon* 28: 117-132.
*Radford, A. E., W. C. Dickison, J. R. Massey and C. R. Bell. 1974. *Vascular plant systematics.* Harper and Row, New York. [Inclui listas de numerosos termos morfológicos e anatômicos, com ilustrações.]
Raghavendra, A. S. and V. S. Rama Das. 1978. The occurrence of C4 photosynthesis: A supplementary list of C4 plants reported during late 1944-mid 1977. *Photosynthetica* 12: 200-208.
Rasmussen, H. 1981.Terminology and classification of stomata and stomatal development—A criticai survey. *Bot. J. Linnean Soc.* 83: 199-212.
Rathnam, C. K. M., A. S. Raghavendra and V. S. Rama Das. 1976. Diversity in the arrangements of mesophyll cells among leaves of certain C_4 dicotyledons in relation to C_4 physiology. Z. *Pflanzenphysiol. 77:* 283-291.
Soltis, D. E., M. Fishbein and R. K. Kuzoff. 2003. Reevaluating the evolution of epigyny: Data from phylogenetics and floral ontogeny. *Int. J. Plant Sci.* 164, suppl.: S251-S264.
*Stace, C. A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 4: 1-78.
Stace, C. A. 1966.The use of epidermal characters in phylogenetic considerations. *New Phytol.* 65: 304-318.
Stace, C. A. 1989. *Plant taxonomy and biosys-tematics*, 2nd ed. Edward Arnold, London. [O capítulo sobre informação estrutural inclui morfologia e anatomia.]
Stuessy, T. F. 1990. *Plant taxonomy.* Columbia University Press, New York. [Inclui um capítulo de anatomia.]
Tomlinson, P. B. 1961. *Anatomy of the monocotyledons.* Vol. 2: *Palmae.* Clarendon, Oxford.
Tomlinson, P. B. 1969. *Anatomy of the monocotyledons.* Vol. 3: *Commelinales-Zingiberales.* Clarendon, Oxford.
Van Cotthem, W. R. J. 1970. A classification of stomatal types. *Bot. J. Linnean Soc.* 63: 235-246.
Wheeler, E. A., P. Baas and P. E. Gasson. 1989. I.A.W.A. list of microscopic features for hardwood identification. *LAWA Buli.* 10: 219-332.

Embriologia

Asker, S. E. and L. Jerling. 1992. *Apomixis in plants.* CRC Press, Boca Raton, FL.
Dahlgren, G. 1991. Steps toward a rational system of the dicotyledons: Embryological characters. Afeo 13: 107-165.
Davis, G. L. 1966. *Systematic embryology of the angiosperms.* Wiley, New York.
Floyd, S. K. and W. E. Friedman. 2000. Evolution of endosperm developmental patterns among basal flowering plants. *Int. J. Plant Sei.* 161 (suppl. 6): 557-581.
Friedman, W. E. and S. K. Floyd. 2001. Perspective: The origin of flowering plants and their reproductive biology—A tail of two phylogenies. *Evolution* 55: 217-231.
Gifford, E. M. and A. S. Foster. 1988. *Morphology and evolution of vascular plants*, 3rd ed. Freeman, New York.
Herr, J. M., Jr. 1984. Embryology and taxonomy. In *Embryology of angiosperms*, B. M. Johri (ed.), 647-696. Springer Verlag, Berlin.
*Johri, B. M., K. B. Ambegaokar and P. S. Srivastra. 1992. *Comparative embryology of angiosperms.* 2 vols. Springer Verlag, New York.
Williams, J. H. and W. E. Friedman. 2004. The four-celled female gametophyte of *Illicium* (Illiciaceae; Austrobaileyales): Implications for understanding the origin and early evolution of monocots, eumagnoliids, and eudicots. *Am. J. Bot.* 91: 332-351.

Cromossomos

Campbell, C. S. 1983. Systematics of the *Andropogon airginicus* complex (Gramineae) *J. Amola Arbor.* 64: 171-254.
Cox, A. V, G. J. Abdelnour, M. D. Bennett and I. J. Leitch. 1998. Genome size and karyotypic evolution in the slipper orchids (Cypripedioideae: Orchidaceae). Am. J. *Bot.* 85: 681-687.
Darlington, C. D. and L. F. La Cour. 1975. *The handling of chromosomes*, 6th ed. Wiley, New York.
Dickson, E. E., K. Arumuganthan, S. Kresovich and J. J. Doyle. 1992. Nuclear DNA content variation within Rosaceae. *Am. J. Bot. 79:* 1081-1086.
Flora of North America Editorial Committee. 1993. *Flora of North America north of Mexico.* Vol. 2: *Pteridophytes and gymnosperms.* Oxford University Press, New York.
Grant, W. F. (ed.). 1984. *Plant biosystematics.* Academic Press, Toronto, Ontario.
Jones, K. and C. Jopling. 1972. Chromosomes and the classification of the Commelinaceae. *Bot. J. Linnean Soc.* 65: 129-162.
Moore, D. M. 1976. *Plant cytogenetics* (Outline Series in Biology). Chapman & Hall, London.
Nogueira, C. Z., P. M. Ruas, C. F. Ruas and M. S. Ferrucci. 1995. Karyotype study of some species of *Serjania* and *Uroilliea* (Sapindaceae; Tribe Paullimeae). *Am. J. Bot.* 82: 646-654.
Obermayer, R. W., K. Üwiocicki and J. Greilhuber. 1999. Flow cyrometric determination of genome size in some Old World *Lupinus* species (Fabaceae). *Plant Biol.* 1: 403-407.
Qu, L., J. F. Hancock and J. H. Whallon. 1998. Evolution in an autopolyploid group displaying predominantly bivalent pairing at meiosis: Genomic similarity of diploid *Vaccinium darrowi* and autotetraploid *V. corymbosum. Am. J. Bot.* 85: 698-703.
*Raven, P. H. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Cytology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 724-764.
Rieseberg, L. H., H. Choi, R. Chan and C. Spore. 1993. Genomic map of a diploid hybrid species. *Heredity* 70: 285-293.
Sanders, R. W. 1987a. Identity of *Lantana depressa* and *L. ovatifolia* (Verbenaceae) of Florida and the Bahamas. *Syst. Bot.* 12: 44-60.
Sanders, R. W. 1987b. Taxonomic significance of chromosome observations in Caribbean species of *Lantana* (Verbenaceae). *Am. J. Bot.* 74: 914-920.
*Sessions, S. K. 1990. Chromosomes: Molecular cytogenetics. In *Molecular systematics*, D. M. Hillis and C. Moritz (eds.), 156-203. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
Soltis, D. E. and L. R. Rieseberg. 1986. Autopolyploidy in *Tolmiea menziesii* (Sax-ifragaceae): Genetic insights from enzyme electrophoresis. *Am. J. Bot.* 73: 310-318.
Soltis, D. E. and P. S. Soltis. 1988. Are lycopods with high chromosome numbers ancient polyploids? *Am. J. Bot.* 75: 238-247.
Stace, C. A. 1984. *Plant taxonomy and biosystematics.* Edward Arnold, London.

Stace, C. A. 2000. Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st centuries. *Taxon* 49: 451-477.

Stebbins, G. L. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants.* Addison-Wesley, Reading, MA.

Stuessy, T. F. 1990. *Plant taxonomy: The systematic evaluation of comparative data.* Columbia University Press, New York.

Talent, N. and T. A. Dickinson. 2005. Polyploidy variation in *Crataegus* and *Mespilus* (Rosaceae, Maloideae): evolutionary inferences from flow cytometry of nuclear DNA amounts. *Can J. Bot.* 83:1268-1304:

Palinologia

Blackmore, S. and I. K. Ferguson (eds.). 1986. *Pollen and spores: Form and function.* Academic Press, London.

*Erdtman, G. 1966. *Pollen morphology and plant taxonomy.* Hafner, New York.

Faegri, K. and J. Iversen. 1950. *Textbook of modem pollen analysis.* Munksgaard, Copenhagen.

Gifford, E. M. and A. S. Foster. 1988. *Morphology and evolution of vascular plants,* 3rd ed. Freeman, New York.

Graham, A., S. A. Graham, J. W. Nowicke, V. Patel and S. Lee. 1990. Palynology and systematics of the Lythraceae. III. Genera *Physocalymma* through *Woodfordia,* adden-da, and conclusions. *Am. J. Bot. 77:* 159-177.

Nowicke, J. W. 1994. Pollen morphology and exine ultrastructure. In *Caryophyllales: Evolution and systematics,* H.-D. Behnke and T. J. Mabry (eds.), 167-221. Springer, Berlin.

Nowicke, J. W. and J. J. Skvarla. 1979. Pollen morphology: The potential influence in higher order systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66: 633-700.

Stone, J. L., J. D. Thomson and S. J. Dent-Acosta. 1995. Assessment of pollen viability in hand-pollination experiments: A review. *Am. J. Bot.* 82: 1186-1197.

*Walker, J. W. and J. A. Doyle. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Palynology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 664-723.

Metabólitos Secundários

Adams, R. P. 1977. Chemosystematics: Analyses of populational differentiation and variability of ancestral and recent populations of *Juniperus ashei. Ann. Missouri Bot. Gard.* 64:184-209.

Alston, R. E. and B. L. Turner. 1963. Natural hybridization among four species of *Baptisia* (Leguminosae). *Am. J. Bot.* 50: 159-173.

Bate-Smith, E. C. 1968. The phenolic constituints of plants and their taxonomic significance. J. *Linnean Soc. Bot.* 60: 325-383.

Bohlmann, F. 1971. Acetylenic compounds in the Umbelliferae. *Bot. J. Linnean Soc.* 64 (suppl. 1): 279-291.

Clement, J. S., T. J. Mabry, H. Wyler and A. S. Dreiding. 1994. Chemical review and evolutionary significance of the betalains. In *Caryophyllales,* H.-D. Behnke and T. J. Mabry (eds.), 247-261. Springer, Berlin.

Crawford, D. J. 1978. Flavonoid chemistry and angiosperm evolution. *Bot. Rev.* 44: 431-456.

Crawford, D. J. and D. E. Giannasi. 1982. Plant Chemosystematics. *BioScience* 32: 114-118, 123-124.

Cronquist, A. 1977. On the taxonomic significance of secondary metabolites in angiosperms. *Plant Syst. Evol.* suppl. 1: 179-189.

Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia University Press, New York.

Dahlgren, R. 1975. A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. *Bot. Notiser* 128: 119-147.

Dahlgren, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nordic J. Bot.* 3: 119-149.

*Gershenzon, J. and T. J. Mabry. 1983. Secondary metabolites and the higher classification of angiosperms. *Nordic J. Bot.* 3: 5-34.

Giannasi, D. E. and D. J. Crawford. 1986. Biochemical systematics. II. A reprise. *Evol. Biol.* 20: 25-248.

*Gibbs, R. D. 1974. *Chemotaxonomy of flowering plants.* 4 vols. McGill-Queen's University, Montreal, Quebec. [Um resumo detalhado dos compostos secundários que ocorrem em diversas famílias de plantas e uma discussão sobre sua importância em sistemática.]

Goodwin, T. W. 1971. *Aspects of terpenoid chemistry and biochemistry.* Academic Press, London.

Goodwin, T. W. and E. I. Mercer. 1983. *Introduction to plant biochemistry,* 2nd ed. Pergamon, Oxford.

Gornall, R. J., B. A. Bohm and R. Dahlgren. 1979. The distribution of flavonoids in the angiosperms. *Bot. Notiser* 132: 1-30. [Inclui uma discussão sobre a distribuição de diversos tipos de flavonóides e sobre sua relativa importância evolutiva.]

Harborne, J. B. 1984. Chemical data in practical taxonomy. In *Current concepts in plant taxonomy, V.* H. Heywood and D. M. Moore (eds.), 237-261. Academic Press, London.

Harborne, J. B. and B. L. Turner. 1984. *Plant Chemosystematics.* Academic Press, London.

Hegnauer, R. 1962-1996. *Chemotaxonomie der Pflanzen.* 11 vols. Birkhauser, Basel, Switzerland.

Hegnauer, R. 1977. Cyanogenic compounds as systematic markers in Tracheophyta. *Plant Syst. Evol.* suppl. 1: 191-209.

Jensen, S. R. 1992. Systematic implications of the distribution of iridoids and other chemical compounds in the Loganiaceae and other families of the Asteridae. *Ann. Missouri Bot. Gard. 79:* 284-302.

Jensen, S. R., B. J. Nielsen and R. Dahlgren. 1975. Iridoid compounds, their occurrence and systematic importance in the angiosperms. *Bot. Notiser* 128: 148-180.

Kite, G. C., R. J. Grayer, P. J. Rudall and M. S. J. Simmonds. 2000. The potential for chemical characters in monocotyledon systematics. In *Monocots: Systematics and evolution,* K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 101—113. CSIRO, Collingwood, Austrália.

Kubitzki, K. 1984. Phytochemistry in plant systematics and evolution. In *Current concepts in plant taxonomy, V.* H. Heywood and D. M. Moore (eds.), 263-277. Academic Press, London.

Levin, D. A. 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst. 7:* 121-159.

Li, H. L. and J. J. Wffiaman. 1976. Distribution of alkaloids in angiosperm phylogeny. *Econ. Bot.* 22: 240-251.

O'Connell, M. M., M. D. Bentley, C. S. Campbell and B. J. W. Cole. 1988. Betulin and lupeol in bark from four white-barked birches. *Phytochemistry 27:* 2175-2176.

Robinson, T. 1981. *The biochemistry of alkaloids,* 2nd ed. Springer, New York.

Rodman, J. E. 1981. Divergence, convergence, and parallelism in phytochemical characters: The glucosinolate-myrosinase system. In *Phytochemistry and angiosperm phylogeny,* D. A. Young and D. S. Seigler (eds.), 43-79. Praeger, New York.

Rodman, J. E., P. S. Soltis, D. E. Soltis, K. J. Sytsma and K. G. Karol. 1998. Parallel evolution of glucosinolate biosynthesis inferred from congruent nuclear and plastid gene phylogenies. *Am. J. Bot.* 85: 997-1006.

Seaman, F. C. 1982. Sesquiterpene lactones as taxonomic characters in the Asteraceae. *Bot. Rev.* 48: 121-595.

Seigler, D. S. 1998. *Plant secondary metabolism.* Kluwer, Boston.

Smith, D. M. and D. A. Levin. 1963. A chromatographic study of reticulate evolution in the Appalachian *Asplenium* complex. *Am. J. Bot.* 50:952-958.

Stace, C. A. 1989. *Plant taxonomy and biosystematics.* Edward Arnold, London. [Inclui um capítulo sobre caracteres químicos.]

Stuessy, T. F. 1990. *Plant taxonomy.* Columbia University Press, New York. [Inclui um capítulo sobre caracteres químicos.]

Swain, T. (ed.). 1973. *Chemistry in evolution and systematics.* Butterworth, London.

Swain, T. 1977. Secondary compounds as protective agents. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 28: 479-501.

Young, D. A. and D. S. Seigler (eds.). 1981. *Phytochemistry and angiosperm phylogeny.* Praeger, New York.

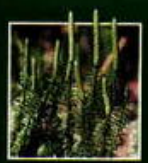
Sistemática Molecular

5

Um dos eventos mais excitantes e importantes dos últimos 25 anos foi a aplicação de dados de ácidos nucléicos à solução de problemas em sistemática. O termo **sistemática molecular** é utilizado quando se refere à sistemática macromolecular: o uso de seqüências de DNA e RNA para inferir relações evolutivas entre organismos. Embora tecnicamente métodos como isoenzimas (que investigam variações entre proteínas) e perfis de flavonóides (ver Capítulo 4) sejam também moleculares, estes não tiveram o impacto esmagador na área que os dados de ácidos nucléicos tiveram. Neste capítulo focalizamos nos dados de seqüências de DNA, em algumas das moléculas e genomas mais comuns no uso corrente e em alguns aspectos de análises de dados que são específicos para dados moleculares. Mencionamos brevemente vários projetos de seqüenciamento de genomas inteiros, os quais aceleraram a geração de dados e levaram ao desenvolvimento de diversas ferramentas computacionais novas que estão, cada vez mais, sendo aplicadas em sistemática.

Os dados moleculares revolucionaram nossa idéia de relações filogenéticas, embora não tenha sido pelas razões inicialmente sugeridas. Os primeiros proponentes da sistemática molecular argumentavam que os dados moleculares eram mais adequados que os dados morfológicos para refletirem a verdadeira filogenia, principalmente porque dados moleculares refletem mudanças ao nível de genes, os quais são considerados menos sujeitos a homoplasias do que caracteres morfológicos.

Essa certeza inicial atualmente parece não refletir a verdade: dados moleculares são na realidade sujeitos à maioria dos mesmos problemas que os dados morfológicos apresentam. A grande diferença é que simplesmente existem muito mais caracteres moleculares disponíveis, e sua identificação geralmente é mais fácil de ser definida: uma adenina é uma adenina, mas folhas compostas, por exemplo, podem ser formadas de maneiras diversas em diferentes plantas. Como resultado, dados de seqüências de DNA constituem, atualmente, a ferramenta predominante de escolha para gerar hipóteses filogenéticas.



Em muitos casos, dados moleculares têm sustentado a monofilia de grupos que foram reconhecidos com base na morfologia (p. ex., Poaceae, Fabaceae). Mais importante, dados moleculares têm freqüentemente permitido que os sistematas escolham entre hipóteses alternativas de relações filogenéticas (p. ex., decidir qual grupo é o grupo-irmão de Asteraceae ou Poaceae). Em outros casos, dados moleculares permitiram o posicionamento de *taxa* cujas relações eram sabidamente problemáticas. Por exemplo, embora Hydrangeaceae tenha sido posicionada dentro ou próxima a Saxifragaceae, ficou claro que ambas não estavam relacionadas. Somente com dados moleculares, no entanto, foi possível a hipótese alternativa bem sustentada para o posicionamento de Hydrangeaceae na ordem Cornales.

Dados moleculares levaram à recircunscrição de muitas ordens e gêneros e têm apontado para alguns agrupamentos completamente novos, como a monofilia do clado glucosinolado (Brassicales) e o posicionamento de Limnanthaceae nesse clado, bem como o recente posicionamento das parasitas Rafflesiaceae em Euphorbiaceae. Eles também documentaram a introgressão entre espécies que eram aparentemente interestéreis.

Fonte de dados de seqüências de DNA

Um bom trabalho em sistemática requer um conhecimento detalhado dos caracteres, da biologia desses caracteres e da natureza de suas variações. Para caracteres morfológicos, essa pesquisa leva naturalmente a estudos de desenvolvimento morfológico. Para caracteres moleculares, nossa atenção é direcionada à biologia molecular e à estrutura e função de moléculas específicas. Cada molécula tem sua própria função na célula, e sua estrutura é moldada de acordo com a sua função. Cada molécula, assim como cada conjunto de caracteres morfológicos, tem sua própria história natural, refletindo acidentes históricos, limitações em seu desenvolvimento, adaptações no passado e atuais (para fatores intra e extracelulares) e mudanças estocásticas, sejam elas fixadas ou transientes.

Isto significa que sistematas moleculares de plantas precisam ser tão familiarizados com as estruturas e funções das moléculas que eles estudam quanto com as próprias plantas. (Ao mesmo tempo, é claro, eles devem ter cuidado de não priorizar as moléculas em detrimento das plantas!) Genética molecular e bioquímica têm-se tornado cada vez mais importantes como ferramentas para o entendimento da evolução, e qualquer aspirante a sistemata deveria considerar seriamente ter conhecimentos em biologia molecular vegetal, genética molecular e/ou bioquímica.

Neste capítulo, iremos descrever os três genomas vegetais e alguns aspectos de sua biologia molecular e evolução. Iremos então descrever como são gerados dados de seqüências de DNA e mencionar algumas das principais moléculas utilizadas em estudos sistemáticos. Finalizaremos com breves descrições sobre a análise de sítios de restrição, um método de importância histórica que é menos utilizado atualmente, e uma técnica emergente, o mapeamento de genomas nucleares.

TABELA 5.1 Comparações dos três genomas em uma célula vegetal

	Tamanho do genoma (Kb)	Herança
Cloroplasto	135-160	Geralmente materna (a partir do doador de óvulos)
Mitocôndria	200-2.500	Geralmente materna (a partir do doador de óvulos)
Núcleo	$1{,}1 \times 10^6$ a $1{,}1 \times 10^{11}$	Biparental

Genomas vegetais

A célula vegetal contém três diferentes genomas: o do cloroplasto, o mitocondrial e o nuclear (Tabela 5.1). Os sistematas utilizam dados dos três genomas. Os genomas do cloroplasto e mitocondrial são de herança uniparental (normalmente materna em angiospermas) e o genoma nuclear é biparental. Os três genomas diferem grandemente em tamanho, sendo o nuclear o maior – medido em megabases de DNA. O genoma mitocondrial inclui centenas de kilobases (Kb) de DNA (200-2.500 Kb), o que o torna pequeno com relação ao genoma nuclear, mas muito grande com relação ao genoma mitocondrial de animais (o qual tende a apresentar cerca de 16 Kb). O genoma do cloroplasto é o menor dos três genomas, variando, na maioria das plantas, de 135 a 160 Kb.

Assim como as bactérias das quais eles derivaram, as mitocôndrias e os cloroplastos têm genomas circulares. Amplas regiões de DNA não-codificante separam os genes na mitocôndria, e suas ordens no genoma são variáveis; na verdade, a ordem dos genes se modifica como tanta freqüência e facilidade que muitas formas rearranjadas podem ocorrer até mesmo dentro de uma célula. Rearranjos do genoma mitocondrial ocorrem tão freqüentemente em indivíduos vegetais que eles não caracterizam ou diferenciam espécies ou grupos de espécies e, por conseqüência, não são utilizados para inferir relações nesse nível.

Os cloroplastos, ao contrário, são estáveis tanto nas células quanto entre as espécies. A característica mais marcante do genoma de cloroplasto é a presença de duas regiões que codificam os mesmos genes, mas em direções opostas, as quais são conhecidas como **repetições invertidas**. Entre essas regiões existe uma pequena região de cópia única e uma grande região de cópia única (Figura 5.1).

Rearranjos no genoma do cloroplasto são tão raros na evolução que podem ser utilizados para demarcar grupos principais. Por exemplo, um dos primeiros sucessos da sistemática molecular foi a identificação, por Jansen e Palmer (1987), das linhagens de divergência precoce em Asteraceae. Eles constataram que quase todos os integrantes da família têm uma única ordem dos genes na grande região de cópia única do genoma do cloroplasto. Essa ordem pode ser explicada se uma grande porção do DNA tiver sido removida e reinserida em uma orientação invertida (uma **inversão** do

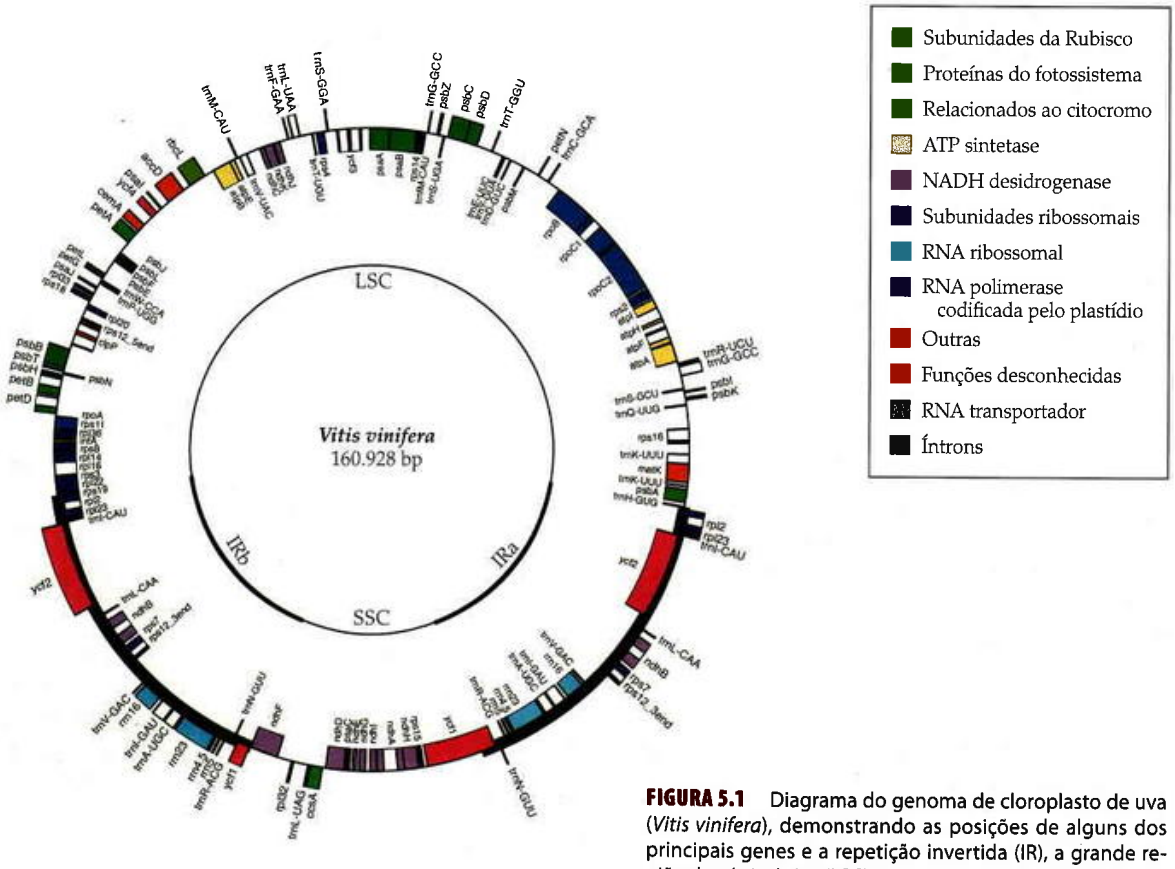


FIGURA 5.1 Diagrama do genoma de cloroplasto de uva (*Vitis vinifera*), demonstrando as posições de alguns dos principais genes e a repetição invertida (IR), a grande região de cópia única (LSC) e a pequena região de cópia única (SSC). (De Jansen et al. 2006.)

DNA). As demais angiospermas não apresentam tal inversão. As poucas Asteraceae que também não apresentam tal inversão são membros da subtribo Barnadesiinae, um grupo sul-americano com corolas bilabiadas. Esse achado sugere fortemente que as Barnadesiinae (agora tratadas como uma subfamília, Barnadesioideae) constituem o grupo-irmão dos demais integrantes da enorme família dos girassóis, e que a última é monofilética.

Ganho ou perda de genes de cloroplasto, ou de seus íntrons, são comuns o suficiente para serem investigados, mas raros o bastante para serem indicadores estáveis de mudança evolutiva. (**Íntrons** são regiões não-codificantes de genes que são distribuídos entre os **éxons** codificantes.) Alguns grupos, pelo menos, perderam uma das repetições invertidas. Isso ocorreu em um grupo de leguminosas papilionoídeas, em todas as coníferas e em *Euglena* (um eucarionte fotossintético flagelado não relacionado às plantas verdes). Em geral, perdas de um pequeno segmento de DNA, tais como um íntron ou um gene inteiro, são mais comuns do que rearranjos maiores, e tais perdas podem ocorrer múltiplas vezes ao longo da evolução. Por exemplo, a maioria das angiospermas tem um íntron no gene do cloroplasto *rpoC1*, mas esse íntron foi perdido em gramíneas, em uma subfamília de cactos (Cactoideae), em pelo menos dois membros de Goodeniaceae, em algumas Aizoaceae e em alguns, mas nem todos, integrantes do gênero *Passiflora* (Passifloraceae) e *Medicago* (Fabaceae) (Downie et al. 1996).

Embora os dados sejam esparsos para genomas nucleares, a ordem de seus genes é presumivelmente estável, pelo menos em cada espécie, e pode ser estável entre grupos de espécies como um todo. Algumas informações quanto à ordem de genes nucleares foram reveladas por técnicas clássicas de citogenética, mas informações mais detalhadas têm sido fornecidas por mapeamento genômico, seqüenciamento e pintura cromossômica, especialmente em Brassicaceae e Poaceae (Schranz et al. 2006; Kellogg e Bennetzen 2004). Nos últimos anos essas técnicas têm-se tornado fontes importantes de informação em sistemática.

Seqüências de DNA modificam-se em uma taxa diferente a partir da taxa de rearranjo genômico. Genes de cloroplasto tendem a acumular mutações mais rapidamente do que genes mitocondriais em plantas. É mais difícil generalizar com relação a genes nucleares, o que é dificilmente surpreendente uma vez que existem tantos deles. A freqüência de mutação de um gene determina sua utilidade para resolver problemas filogenéticos particulares. Em geral, é necessário um gene de mutação rápida para inferir relações entre populações intimamente relacionadas ou espécies, enquanto genes que mutam mais lentamente podem ser úteis em estudos de grupos que se originaram mais cedo.

Gerando dados de seqüências de DNA

O **seqüenciamento** determina a ordem exata de nucleotídeos – adenina (A), citosina (C), guanina (G) ou timina (T) – em um segmento de DNA. Seqüências de DNA de múltiplos organismos podem ser alinhadas, e as mutações podem ser detectadas observando-se os pontos onde as seqüências diferem entre duas plantas. Atualmente, dados de seqüências de DNA são gerados de duas formas: (1) uma abordagem gene-a-gene, em que um gene de interesse é escolhido, isolado em um grande número de plantas e seqüenciado e (2) uma abordagem genômica, em que um genoma de cloroplasto ou nuclear inteiro é seqüenciado, e as seqüências de muitos genes do genoma são analisadas. Enquanto a abordagem gene-a-gene permanece como a mais comum, dados genômicos estão sendo acumulados rapidamente e começam a resolver alguns problemas filogenéticos importantes.

A sistemática molecular tem sido e permanece dirigida por meio de técnicas; conforme novos métodos são disponibilizados, ela expande o tipo e a quantidade de dados sistemáticos que podem ser extraídos a partir de ácidos nucléicos. Para que comparações úteis sejam feitas entre um grande número de *taxa*, a metodologia utilizada deve ser de aplicação rápida e fácil. Essa é uma das razões pela qual o desenvolvimento da sistemática molecular foi tão difícil antes do advento do DNA recombinante, tornou-se mais fácil conforme as técnicas de seqüenciamento de DNA foram melhoradas e sofreu um significativo avanço com a invenção da técnica da reação em cadeia da polimerase (PCR). Conforme progridem os principais projetos de seqüenciamento de genomas, a tecnologia para o seqüenciamento de genes tem melhorado e tem-se tornado cada vez mais automatizada, e as técnicas em sistemática molecular tornaram-se aquelas utilizadas em genômica. Cada vez mais, os laboratórios de sistemática têm utilizado empresas de seqüenciamento ao invés de produzirem suas próprias seqüências. Tanto seqüências de genes individuais quanto de genomas inteiros são disponibilizadas no GenBank, no *site* da National Center for Biotechnology Information (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/), o qual é depositário de uma grande quantidade de dados publicamente acessíveis. Esperamos que, no futuro, a atenção dos sistematas mude da produção das seqüências em si para o trabalho intelectualmente mais complexo de análise dessas seqüências.

Seqüenciamento de gene-a-gene

Seqüenciamento de genes, partes de genes ou regiões não-codificantes é um aspecto comum e fundamental da pesquisa em sistemática. A maior dificuldade no seqüenciamento sempre tem sido a obtenção de uma quantidade suficiente de DNA para trabalhar. A abordagem inicial envolvia a clonagem de genes em bactérias e permitia-se que a bactéria replicasse tais genes com o seu próprio genoma. Os genes eram obtidos a partir de bibliotecas genômicas, que os pesquisadores criavam digerindo todo o DNA de um organismo com enzimas de restrição (descritas nas páginas 115-116) e então clonavam todos os fragmentos resultantes em um plasmídeo apropriado, bacteriófago ou outro vetor. Esse método é bastante lento, mas confiável, e evita alguns dos possíveis artefatos de métodos mais eficientes. É também o único método disponível se somente umas poucas seqüências do gene de interesse são conhecidas.

Essa abordagem laboriosa foi substituída mais tarde pela técnica da **reação em cadeia da polimerase (PCR),** em que o DNA é replicado enzimaticamente, permitindo a omissão do passo da clonagem (Figura 5.2). A técnica de PCR requer algum conhecimento da seqüência a ser estudada. Pequenos segmentos de DNA fita simples (inicializadores ou *primers*) são produzidos para parear com seqüências de DNA de cada extremidade da região de interesse. Esses inicializadores são colocados em um tubo contendo o DNA genômico do organismo de interesse, DNA polimerase e nucleotídeos livres. A mistura é então submetida a repetidos aquecimentos e resfriamentos.

Conforme a reação aquece, o DNA genômico dupla fita desnatura e se torna fita simples. Então, com o resfriamento, o inicializador pareia com suas seqüências complementares em cada extremidade da região-alvo. A temperatura é então aumentada até o ponto em que a polimerase se torna ativa. Essa se liga ao complexo DNA + inicializador e começa a sintetizar a fita complementar utilizando os nucleotídeos livres na solução. Em seguida, a temperatura é aumentada para desnaturar novamente o DNA, e o ciclo é repetido. O DNA da região localizada entre os inicializadores é então copiada, e a quantidade aumenta exponencialmente. O produto de PCR pode ser seqüenciado diretamente, ou pode ser clonado e então seqüenciado.

Esse método rápido tem permitido que sistematas estudem a mesma região em muitas espécies de um grupo específico. Uma desvantagem da PCR é que a polimerase em si pode ocasionar erros, os quais podem afetar a estimativa de uma filogenia, sobretudo se as seqüências comparadas são extremamente similares. Uma forma de reduzir possíveis erros é seqüenciar as duas fitas da molécula, e algumas revistas requerem esse passo antes da publicação dos resultados; infelizmente, talvez, essa não é uma prática universal. A decisão quanto à precisão da seqüência depende do custo relativo de um erro contra o custo de seqüenciamentos repetidos da mesma região. Sistematas devem freqüentemente escolher entre seqüências altamente precisas de poucos *taxa* ou seqüências menos precisas de mais *taxa*.

O seqüenciamento direto de produto de PCR em geral não irá revelar variantes minoritárias da seqüência se estas existem, porque na realidade o produto de PCR é uma mistura de todas as variantes na célula. Isso muitas vezes é um problema com genes altamente repetitivos tais como os que codificam o RNA ribossomal, para os quais as muitas cópias freqüentemente não são idênticas; todas as cópias acabam misturadas no mesmo tubo da reação. Além disso, o seqüenciamento direto não pode distinguir entre alelos diferentes do mesmo gene. Imagine que dois alelos diferem um do outro em duas posições, um dos alelos tem A na primeira posição e T na segunda, enquanto o outro tem um T na primeira posição e A na segunda. Ambas as posições aparecerão com um polimorfismo A/T no gel de seqüenciamento, e é impossível saber qual alelo tem qual base em cada posição. Pode-se evitar esse problema por meio de clonagem dos produtos de PCR. Com essa abordagem, cada molécula de DNA produzida por PCR é inserida separadamente em uma bactéria. A bactéria se reproduz, fazendo muitas cópias de uma única molécula. O seqüenciamento de DNA é então realizado sobre material puro, e não sobre uma mistura de diferentes moléculas.

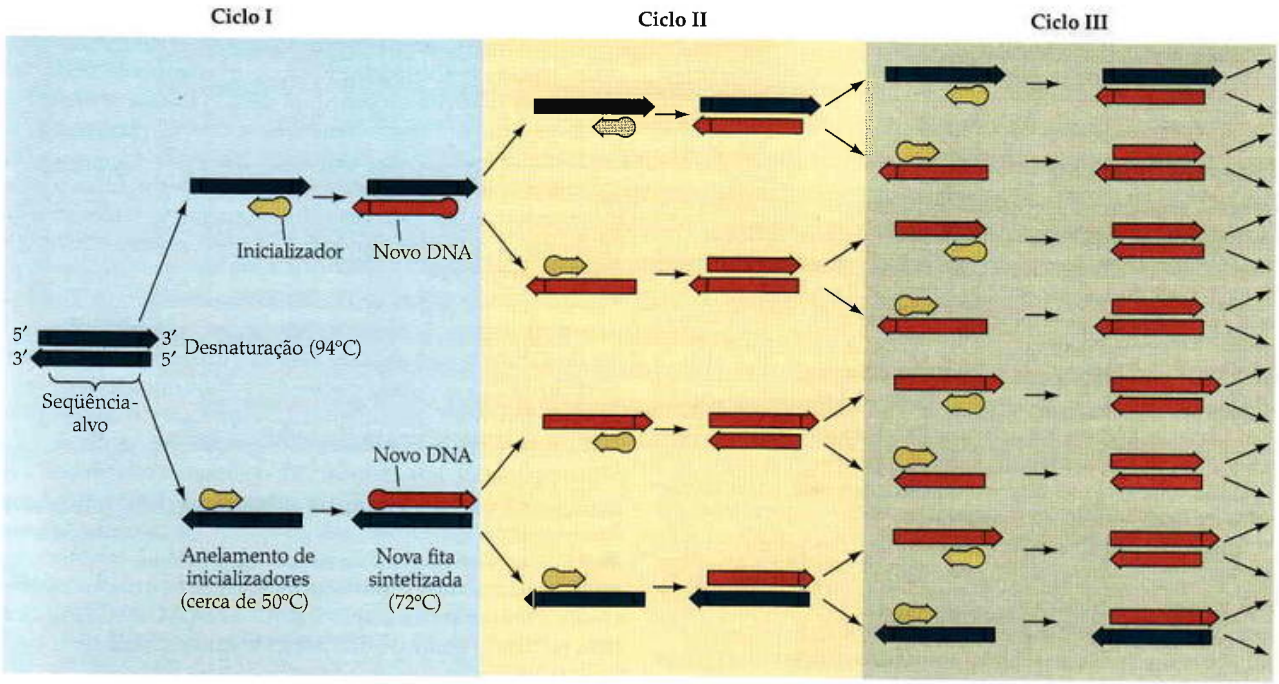


FIGURA 5.2 A reação em cadeia da polimerase. O DNA molde está representado em azul, os inicializadores, em amarelo, e o DNA recém-sintetizado, em vermelho.

Seqüenciamento de genomas inteiros

Considerando-se que o custo do seqüenciamento continua a baixar, está se tornando viável o seqüenciamento de cloroplastos inteiros, ou de todos os genes expressos de um genoma, ou até mesmo de um genoma nuclear inteiro. Isto levou ao desenvolvimento da genômica e às análises filogenéticas de dados genômicos. Um método comum de seqüenciamento de um genoma inteiro é por meio da digestão do DNA genômico com enzimas de restrição e clonagem de grandes segmentos desse DNA digerido em Cromossomos Artificiais Bacterianos (BACs), os quais podem incluir um fragmento de DNA de mais de 100 Kb. Cada um dos BACs é assim seqüenciado. Poderosos programas de computadores comparam as seqüências do BAC para verificar onde elas se sobrepõem. Assume-se que BACs com seqüências sobrepostas representam partes adjacentes da seqüência genômica. Ao se agrupar muitas seqüências de BAC, a seqüência do genoma inteiro é inferida.

Outra abordagem possível é seqüenciar unicamente os genes do genoma. Nesse método, o RNA mensageiro (RNAm) total de uma determinada planta é isolado e cada RNAm é clonado em um vetor bacteriano. Esses RNAms são então seqüenciados, geralmente a partir de apenas uma das extremidades. Essas seqüências de fita simples de partes de genes são denominadas Seqüências Expressas Marcadas (**ESTs**). Embora essas não sejam seqüências de alta qualidade, estão sendo acumuladas rapidamente em bases de dados públicas e estão começando a ser utilizadas na abordagem de questões filogenéticas (p. ex., De la Torre et al. 2006).

No momento em que este livro está sendo impresso, já foram seqüenciados genomas inteiros de *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae), *Medicago truncatula* (Leguminosae), duas subespécies de arroz (*Oryza sativa*; Poaceae) e álamo (*Populus trichocarpa*; Salicaceae). O seqüenciamento de sorgo (*Sorghum bicolor*; Poaceae), milho (*Zea mays*; Poaceae), *Lotus japonicus* (Leguminosae), batata (*Solanum tuberosum*; Solanaceae), tomate (*Solanum lycopersicum*; Solanaceae) e mandioca (*Manihot esculenta*; Euphorbiaceae) está em progresso. Enquanto essas espécies representam uma pequena amostragem das plantas com flores, os números tendem a aumentar rapidamente. Além disso, dados de EST estão disponíveis para dúzias de outras plantas (ver http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genomes/PLANTS/PlantList.html#C_SEQ). Tem havido esforços para utilizar esses dados em um contexto filogenético (p. ex., De la Torre et al. 2006; Sanderson et al. 2006) e para aplicar as análises desses dados em grandes questões filogenéticas.

Análise de dados de seqüencias de DNA

Existe uma vasta bibliografia sobre o uso de seqüências de DNA para a reconstrução de filogenias, e essa literatura também tem convergido com aquela relativa ao expansivo campo da **bioinformática** (uso de computadores para manipular e analisar dados biológicos, em particular dados de genes e genomas). Para informações mais específicas, consulte um dos muitos e excelentes livros disponíveis na área (p. ex., Soltis et al. 1998; Page e Holmes 1998; Graur e Li 2000; Hall 2004; Mount 2001) ou a extensiva informação disponibilizada na Internet. Aqui, discutiremos alguns desses usos e alguns exemplos que influenciaram nosso ponto de vista atual sobre relações filogenéticas. Os principais

assuntos a serem trabalhados envolvem taxa de mutação, alinhamento, técnica analítica e a relação entre a história de genes e a história de organismos (árvores de genes e árvores de espécies).

Taxas de mutação

Genes acumulam mutações a diferentes taxas, em parte porque os produtos gênicos (RNAs ou proteínas) diferem em quantas mudanças eles podem tolerar e permanecerem funcionais. Histonas, por exemplo, geralmente não são funcionais se muitos de seus aminoácidos forem substituídos por outros, enquanto os espaçadores transcritos internos (ITS) do RNA ribossomal podem continuar funcionais de forma adequada se muitos de seus nucleotídeos forem substituídos. Conseqüentemente, genes que codificam histonas não acumulam mutações rapidamente, enquanto as regiões ITS o fazem, refletindo as diferentes restrições funcionais a que estão expostos seus produtos gênicos.

Essa observação simples tem implicações no uso de genes específicos em reconstruções filogenéticas. Se um gene está mutando lentamente, será difícil encontrar mutações para que uma filogenia possa ser construída. Se as taxas de mutações forem muito lentas, o nível de variação será próximo ao nível de erro estimado ao seqüenciamento (freqüentemente estimado em cerca de 3 em 10.000 pb para uma seqüência dupla fita) e as inferências não serão confiáveis. Ao contrário, se um gene está mutando muito rápido, paralelismos e reversões serão acumulados a tal ponto que toda a informação filogenética será perdida; a história da seqüência será apagada. Esse último problema é particularmente intenso em trabalhos com seqüências não-codificantes ou com *taxa* pouco relacionados. Muitos sistematas atualmente fazem um estudo preliminar de múltiplos *loci* para seu grupo de estudo a fim de determinar quais genes apresentarão um nível de variação apropriado para a questão que está sendo investigada.

Muitos dos métodos utilizados para analisar dados moleculares, e as limitações que a eles se aplicam, são similares àquelas dos dados morfológicos. Alguns métodos, no entanto, foram desenvolvidos especificamente para uso com dados moleculares (p. ex., *neighbor joining*, máxima verossimilhança), e alguns problemas, embora presentes em todos os tipos de dados, tornam-se mais intensos com dados moleculares.

Alinhamento de seqüências

Uma vez geradas as seqüências, estas poderão ser alinhadas. Esse é um passo crítico que determina quais bases serão comparadas. É o estágio em que os cientistas fazem a avaliação inicial de similaridade de sítios nucleotídicos. O alinhamento constitui a parte mais difícil no uso de dados de seqüências, e é difícil a automação. Obviamente um alinhamento malfeito levará a uma árvore filogenética sem significado.

Muitos programas de computador produzem alinhamentos, embora, na prática, a maioria dos sistematas realize o alinhamento "a olho" de forma muito árdua. Para muitas moléculas freqüentemente utilizadas em sistemática vegetal (p. ex., genes que codificam proteínas, regiões não-codificantes em espécies próximas), o alinhamento não constitui um problema maior. Para outras moléculas, tais como genes que codificam RNAs, o alinhamento pode ser guiado por modelos de estrutura secundária do produto do gene (a forma em que a molécula se dobra). Nesse caso, a estrutura secundária é usada como um molde e a seqüência é mapeada nele. Tal método garante que os alinhamentos propostos mantenham a estrutura da molécula. (No entanto, métodos que inferem estruturas secundárias têm suas próprias limitações.)

No caso de genes que codificam proteínas, os alinhamentos devem considerar a estrutura da proteína. A seqüência de DNA de tais genes é lida em grupos de três bases, os **códons**, em que cada códon especifica um determinado aminoácido. Mais comumente, inserções ou deleções ocorrem em grupos de três bases, correspondendo assim ao ganho ou perda de um aminoácido; o alinhamento precisa incorporar esse fato. A adição ou subtração de uma única base (em vez de um grupo de três) modificará a estrutura inteira da proteína codificada pela seqüência devido à modificação do ponto inicial dos códons subseqüentes (o **quadro de leitura**). Por exemplo, a seqüência AAATTGACTTAC codifica para os quatro aminoácidos lisina-leucina-treonina-tirosina (K-L-T-Y). Estes correspondem a quatro aminoácidos seqüenciais na grande subunidade da Rubisco, ilustrados nas colunas 31 a 42 da Figura 5.3. (Rubisco é uma abreviatura para Ribulose 1,5-Bifosfato Carboxilase/Oxigenase; a ortografia varia na literatura, mas é freqüentemente Rubisco, ou RuBisCO.) Se uma única base for perdida no primeiro códon da lisina – ficando, por exemplo, AATTGACTTAC –, a proteína poderá ser modificada. Nesse caso, poderá consistir em uma asparagina seguida de um códon de parada. O códon de parada poderá prevenir que o restante da proteína seja sintetizado.

Substituições nucleotídicas podem ou não afetar a proteína produzida. Por exemplo, na posição 10 no alinhamento ilustrado na Figura 5.3, alguns *taxa* têm um A e alguns têm um C. Essa variação no estado do caráter tem um efeito no aminoácido produzido nessa posição; Rubisco em *Aristida*, *Stipagrostis*, *Eragrostis* e *Enneapogon* têm uma glutamina (Q) nessa posição, enquanto os demais *taxa* têm lisina (K). Em contraste, a variação na posição 24 (G vs. A) não modifica a proteína, porque AAG e AAA codificam lisina. Note que ambas as posições 10 e 24 potencialmente fornecem caracteres filogenéticos úteis, apesar de apenas um ter um efeito biológico na proteína.

Técnicas de análise

Alguns dos métodos de reconstrução filogenética que foram descritos no Capítulo 2 são particularmente apropriados para o uso de dados de seqüências de DNA. Esses métodos geralmente dependem de modelos estatísticos de como o DNA se modificou através do tempo. Como foi apontado no Capítulo 2, para dados com poucas homoplasias, virtualmente todos os métodos produzirão a mesma árvore filogenética. Em alguns casos, no entanto, a escolha do método afetará o resultado, e isso é particularmente verdadeiro se as taxas de evolução são desiguais entre as linhagens comparadas.

FIGURA 5.3 Alinhamento de parte da seqüência para Rubisco. Cada linha no alinhamento consiste no nome do gênero seguido por um grupo de nucleotídeos. Dos 12 gêneros, 11 são gramíneas (Poaceae); *Joinvillea* é um grupo externo (família Joinvilleaceae). Cada coluna (um caráter taxonômico) consiste em nucleotídeos em posições correspondentes (números acima) nas moléculas de DNA. Abaixo de cada linha de nucleotídeos está a tradução em aminoácido, com o nome do aminoácido abreviado pelo código *standard* de uma letra. Assim, a proteína Rubisco em todos os *taxa* apresentados tem uma glicina (G) seguida por uma fenilalanina (F). Variações em uma determinada posição nucleotídica pode ou não modificar a proteína resultante. Note que um alinhamento é na realidade uma matriz de caráter × táxon similar àquela apresentada na Tabela 2.2. (Alinhamento efetuado com MacClade 4.0; Maddison e Maddison 2005.)

Homoplasias em dados moleculares criam problemas particulares. Uma reversão ou convergência em um dado nucleotídeo não é detectado exceto pela análise filogenética; estudos mais detalhados do caráter não ajudarão. Por exemplo, uma adenina em uma determinada posição em um gene pode ter mutado para guanina e voltado a ser adenina; visto que somente a adenina é visualizada na seqüência, não existe uma maneira de saber que houve uma mutação para uma guanina nesse sítio específico. Conseqüentemente, mesmo que tenham ocorrido múltiplas mutações (às vezes chamadas "substituições múltiplas") no mesmo sítio, observamos somente o resultado da modificação mais recente (se existe). Em função disso, o número de mutações que ocorrem de fato distinguindo duas seqüências, e, por conseqüência, da divergência entre elas, pode muitas vezes ser maior do que o número de mutações observadas. Neste caso, um fator de correção pode ser aplicado para estimar a real divergência evolutiva. O fator de correção a ser utilizado dependerá das estimativas das probabilidades dos tipos específicos de mutações. (Uma ampla discussão desse tipo de análise pode ser encontrada em Swofford et al. 1996; Page e Holmes 1998; ou Graur e Li 2000.)

Uma taxa alta de mutações pode levar a problemas de atração de ramos longos (ver Quadro 2B), em que a árvore filogenética errada parece ser correta. Se duas seqüências não-relacionadas apresentam taxas de mutações muito altas, muitos sítios irão mutar múltiplas vezes. Considerando que existem somente quatro nucleotídeos, algumas dessas mutações levarão a bases idênticas em ambas as seqüências, unicamente ao acaso. (De fato, 25% da semelhança entre duas seqüências aleatórias são explicadas pelo acaso.) Em situações em que algumas seqüências estão mutando muito rapidamente e outras muito lentamente, o acúmulo de mutações ao acaso nas seqüências que estão variando rapidamente fará com que essas se assemelhem, não porque elas são relacionadas, mas porque estão modificando-se rapidamente. Seqüências que se modificam muito rápido podem, dessa forma, parecer intimamente relacionadas mesmo que não o sejam; em outras palavras, os ramos longos "atraem" uma à outra. A atração dos ramos longos pode ocorrer, a princípio, com dados morfológicos, mas é mais provável com dados moleculares porque o número de caracteres potenciais é muito grande, e o número de estados de caracteres disponíveis (A, C, G, T) é muito pequeno.

Árvores de genes *versus* árvores de espécies

Se uma espécie tem uma história única, espera-se que todas as partes da planta reflitam essa história. Também podemos esperar que uma dada filogenia baseada em qualquer gene reflita a história dos organismos que apresentam esse gene, mas na realidade nem sempre isso é verdadeiro. Genes nucleares podem ou não rastrear a história do núcleo, e cloroplastos e mitocôndrias podem ou não apresentar uma história diferente daquela do núcleo. Existem três razões principais para essas diferenças:

1. Mutação é um processo aleatório; portanto a reconstrução da filogenia para um determinado gene pode diferir daquela inferida por outros genes puramente ao acaso.
2. Hibridização ou introgressão (descritas no capítulo 6) podem transferir DNA em uma linhagem diferente. Isso é particularmente verdadeiro no caso de cloroplastos e mitocôndrias, que não são ligados a genomas nucleares específicos.
3. Polimorfismos em uma espécie ancestral podem ser perdidos em espécies descendentes. De uma forma aleatória, isso pode resultar em uma história dos genes que é, na realidade, diferente da história dos organismos (Figura 5.4).

Atualmente, temos inúmeras árvores de genes para muitos grupos de organismos, e é possível que nenhuma dessas árvores de genes seja exatamente a mesma árvore de espécies (Quadro 5A). Por exemplo, muitos *taxa* vegetais têm demonstrado a existência de cloroplastos "errados", presumivelmente devido à introgressão. Em um caso, Soltis e colaboradores (1991) observaram que indivíduos de *Tellima grandiflora* (Saxifragaceae) apresentavam dois genomas de cloroplasto distintos, um tipo "norte" que ocorre em plantas do norte do Oregon ao Alasca, e um tipo "sulino" encontrado na maioria das plantas originárias do norte do Oregon em direção ao sul até a Califórnia; também existem poucas plantas sulinas nas ilhas Prince of Wales na região do Alasca Panhandle e na Olympic Peninsula em Washington. Como o genoma de cloroplasto sulino é mais intimamente relacionado com os genomas do gênero *Mitella*, parece que existiu alguma introgressão ancestral de *Mitella* para *T. grandiflora*. Hibridização e alopoliploidia podem ter levado ao padrão complexo de árvores de genes, como foi documentado no caso do algodão (Quadro 5B).

Caracteres moleculares

Nesta seção, iremos descrever algumas das principais moléculas utilizadas em estudos de sistemática e a função que estas desempenham na célula. Para cada molécula utilizada, deveria ser explorada a literatura bioquímica e de biologia molecular.

QUADRO 5A As histórias dos genes podem não combinar com as histórias dos organismos

A família das gramíneas tem sido alvo de muitos estudos em sistemática molecular. Consideremos a subfamília Pooideae da família Poaceae (Figura 5.5). Esse grupo foi identificado como monofilético por estudos cladísticos de morfologia, mas vários gêneros ou pequenas tribos, incluindo o gênero *Brachyelytrum* e a tribo Stipeae, foram posicionados às vezes com as Pooideae e às vezes em outras subfamílias.

Atualmente, temos cinco filogenias moleculares do clado Pooideae, e todas

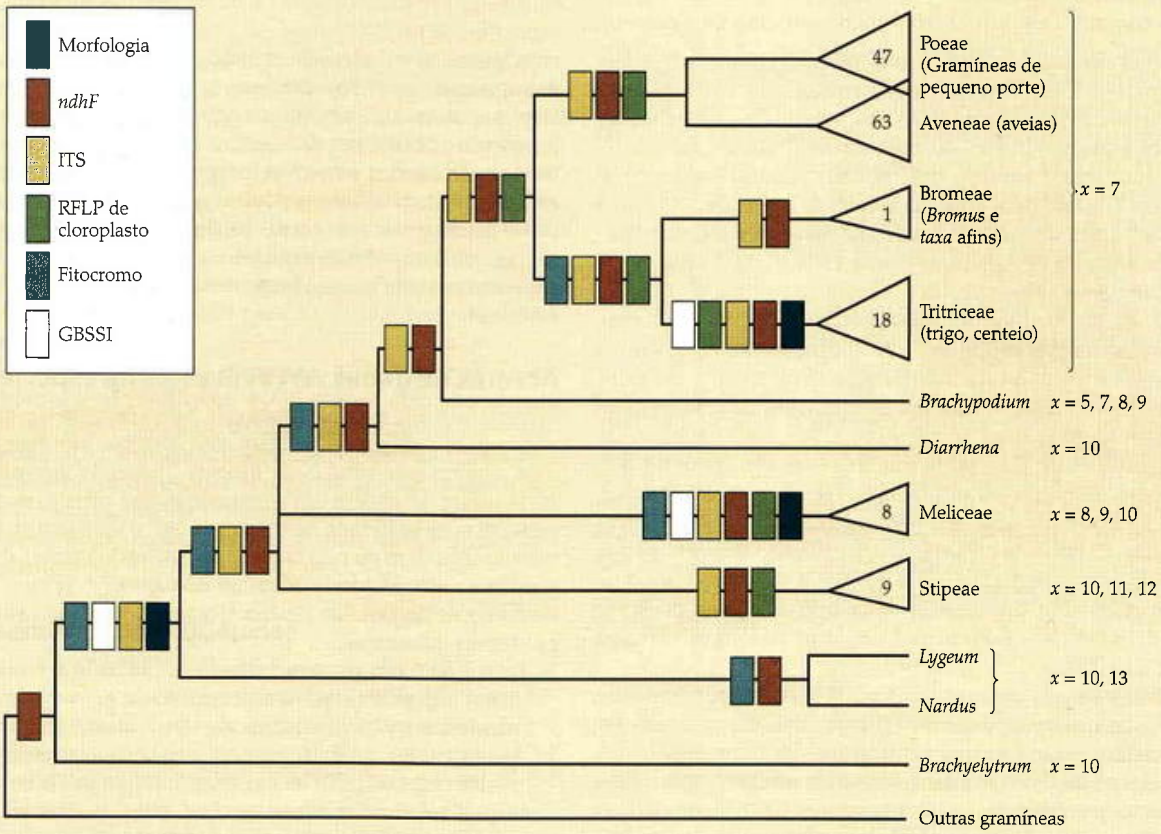


FIGURA 5.5 Filogenia da subfamília Pooideae. Esta árvore consenso semi-estrito mostra clados sustentados por conjuntos específicos de dados (indicados por retângulos coloridos) e não é fortemente contrariada por nenhum outro conjunto de dados. Os números nos triângulos correspondem ao número de gêneros.

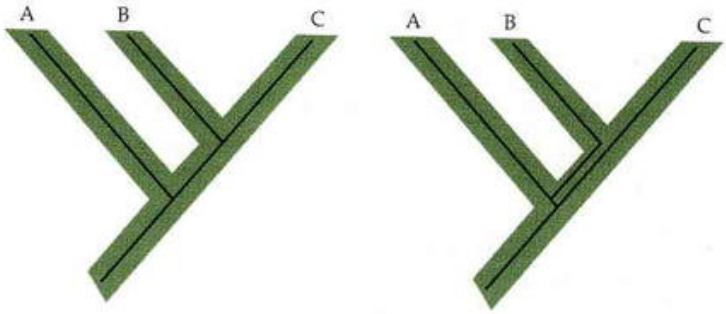


FIGURA 5.4 Uma comparação de árvores gênicas (ou de genes) e árvores de espécies. A história de um único gene (uma árvore gênica) é demonstrada por uma linha preta; a história das espécies como um todo (a árvore das espécies), por sombreado verde. Na árvore do lado esquerdo, o gene diverge ao mesmo tempo em que as espécies, considerando que os eventos de especiação levando a B e C ocorreram ao mesmo tempo em que a divergência das linhagens gênicas que agora existem em B e C. Na árvore do lado direito, um polimorfismo aparece na linhagem levando às espécie B e C. Uma das duas cópias do gene é mais intimamente relacionada à A. Amostragem desse gene levará a inferências incorretas sobre a árvore das espécies. (Modificada de Avise 1994.)

mostram Stipeae como uma linhagem de divergência precoce. Os caracteres morfológicos das Stipeae são conseqüentemente uma mistura de sinapomorfias ligando-as com as Pooideae e simplesiomorfias, as quais elas compartilham com muitas outras gramíneas. Dois dos estudos que resultaram nessas filogenias foram baseados no DNA de cloroplasto, usando polimorfismos de comprimento de fragmentos de restrição (cp RFLP; Davis e Soreng 1993) e seqüências do *ndhF* (Catalán et al. 1997). Devemos esperar que esses métodos resultem na mesma filogenia porque o cloroplasto não recombina e, conseqüentemente, tem a mesma história.

Os outros três estudos foram baseados em genes nucleares: as regiões ITS (Hsiao et al. 1994), fitocromo *B* (Mathews e Sharrock 1996) e *granule-bound starch synthase* I (GBSSI) (Mason-Gamer et al. 1998). Esses estudos sustentam a mesma posição de Stipeae. O fato de todos os dados oriundos tanto do genoma nuclear quanto de cloroplasto sugerirem a mesma relação indica que as árvores gênicas provavelmente são boas estimativas da filogenia desses organismos. Esses dados são igualmente congruentes com a informação sobre o número cromossômico.

Um resultado diferente aparece quando investigamos as relações dentro da tribo Triticeae (Figura 5.6). Para esse grupo, dispomos de cinco filogenias moleculares, todas relacionadas aos gêneros diplóides. As duas filogenias de cloroplasto, baseadas em análises de RFLP (Mason-Gamer e Kellogg 1996) e seqüências do gene *rpoA* (Petersen e Seberg 1997), sugerem os mesmos agrupamentos,

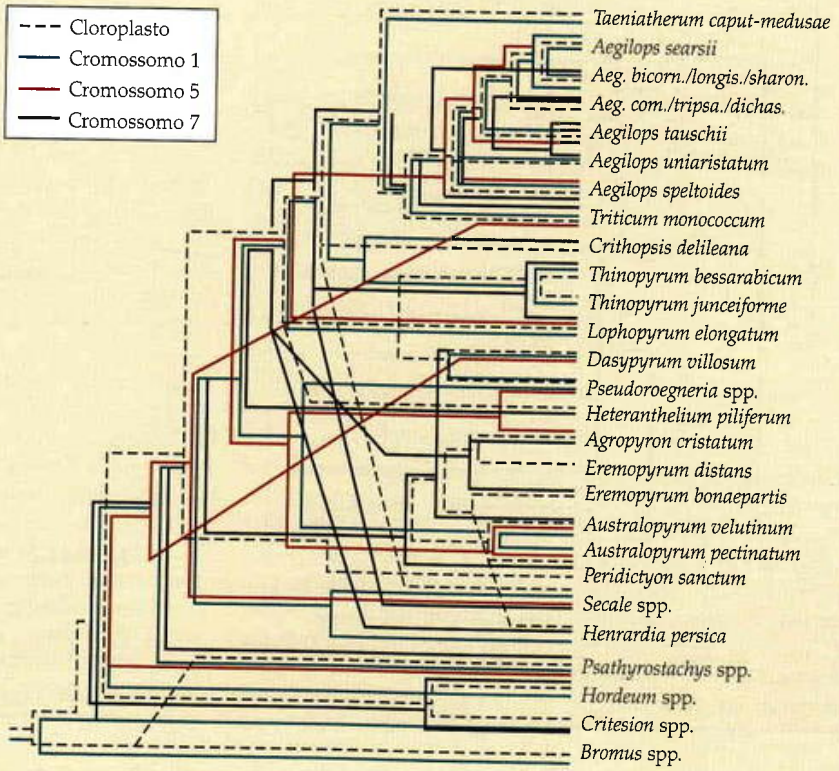


FIGURA 5.6 Filogenia da tribo Triticeae. Os dados para a filogenia de cloroplasto foram baseados nas seqüências do gene *rpoA* e RFLPs. As histórias dos cromossomos 1 e 5 foram baseadas nas seqüências de conjuntos independentes de espaçadores 5S DNA. A história do cromossomo 7 foi baseada no gene *GBSSI*.

conforme o esperado. Entretanto, as três filogenias de genes nucleares (baseadas em seqüências de três cromossomos diferentes) são significativamente diferentes (Kellogg et al. 1996).

A explicação para tal diferença não está clara, mas pode envolver uma história de fluxo gênico limitado entre os gêneros. O fato é que nem todos os genes possuem histórias idênticas. Isso significa que uma árvore gênica precisa ser comparada com uma segunda, preferencialmente de um genoma distinto, se quisermos iniciar inferências sobre histórias de organismos.

QUADRO 5B Dados moleculares revelam evento de hibridização antiga

Wendel e colaboradores (1995) estudaram a evolução do gênero *Gossypium*, o qual inclui todas as espécies que produzem algodão. Eles usaram isoenzimas, seqüências nucleares de ITS e análises de sítio de restrição de cloroplasto para estudar as histórias das espécies diplóides e tetraplóides. Grande parte de seus dados indica que os diplóides do Novo Mundo (com um genoma designado D; Figura 5.7) são monofiléticos, assim como os diplóides do Velho Mundo (genomas A, B e F).

A surpresa vem ao analisar os tetraplóides do Novo Mundo, incluindo *Gossypium hirsutum*, a origem da maioria dos algodões comerciais do mundo. Essas espécies foram formadas por alopoliploidização dos genomas A e D. Wendel e seus colegas encontraram que *G. hirsutum* tem um cloroplasto derivado de uma das espécies africanas, e que esse cloroplasto deve ter sido adquirido somente há aproximadamente 1-2 milhões de anos, bem depois da formação do Oceano Atlântico. Uma outra espécie do Novo Mundo tem igualmente elementos de seqüências de ITS do Velho Mundo. Não sabemos como tal fluxo gênico a longa distância possa ter ocorrido.

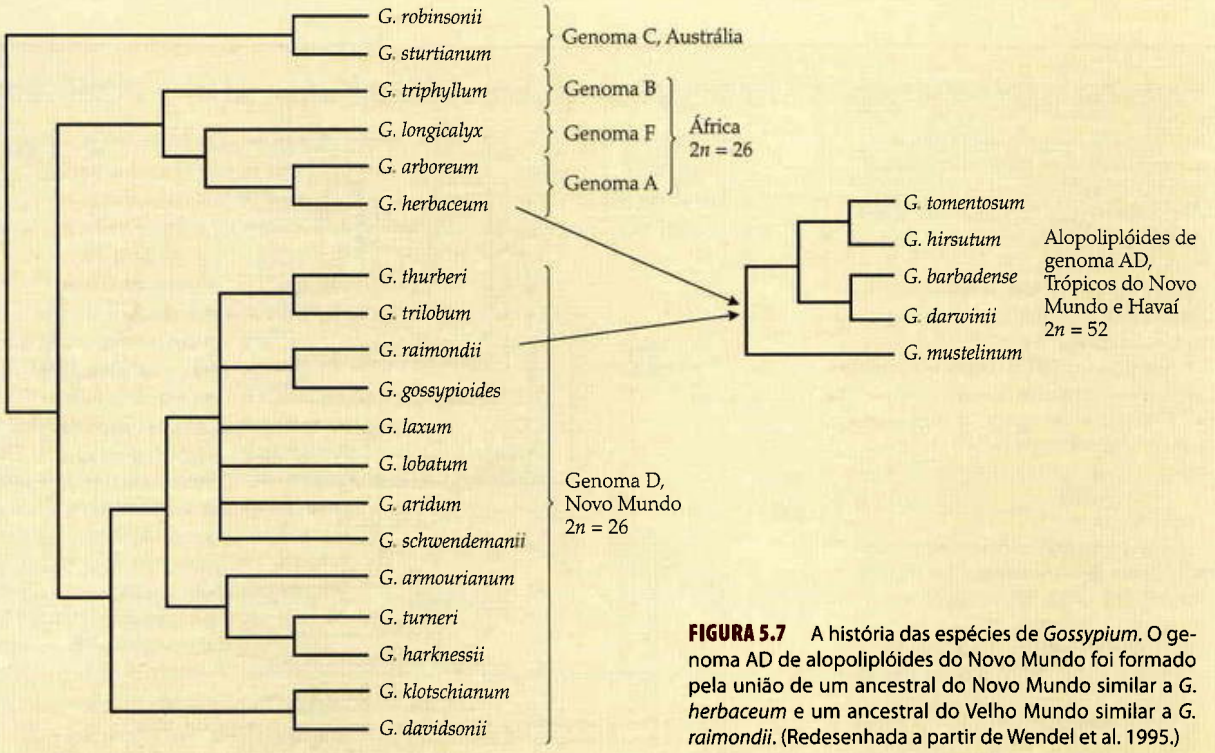


FIGURA 5.7 A história das espécies de *Gossypium*. O genoma AD de alopoliplóides do Novo Mundo foi formado pela união de um ancestral do Novo Mundo similar a *G. herbaceum* e um ancestral do Velho Mundo similar a *G. raimondii*. (Redesenhada a partir de Wendel et al. 1995.)

Genes de cloroplasto e espaçadores

O genoma do cloroplasto fornece dados consideráveis para estudos filogenéticos e continua a ser amplamente utilizado. O DNA de cloroplastos freqüentemente constitui cerca de um quarto do DNA em uma célula, sendo abundante e fácil de ser trabalhado. Esse fato foi particularmente importante nos primeiros estudos de sistemática molecular, quando muitos sistematas de plantas envolveram-se em um amplo esforço comunitário para gerar uma grande base de dados de seqüências do gene de cloroplasto *rbcL* (Chase et al. 1993). Esse gene codifica a grande subunidade da enzima Rubisco, a qual é o principal aceptor de carbono em todos os eucariontes fotossintéticos e cianobactérias. A estrutura secundária da proteína é conhecida (Figura 5.8), e os aminoácidos podem ser atribuídos a componentes estruturais particulares do gene.

Esse gene foi escolhido por ser quase universal entre as plantas (as únicas exceções concernem às parasitas e alguns saprófitos), por não ser muito longo (1.428 pb) e não apresentar problemas de alinhamento. O entusiasmo em seqüenciar o gene *rbcL* foi ajudado pela generosidade de Gerard Zurawski (na época da Universidade da Geórgia), que designou um grupo de inicializadores para PCR quase universais, os quais foram distribuídos gratuitamente para quem quisesse obtê-los. A disponibilidade desses inicializadores encorajou muitos sistematas de plantas a gerar seqüências de *rbcL* e resultou em milhares de seqüências, primeiramente para plantas com sementes. O poder desse tipo de abordagem amplamente colaborativa não deveria ser subestimado.

As árvores de genes geradas a partir dessas seqüências de *rbcL* tiveram uma enorme influência sobre a nossa visão das relações entre famílias de angiospermas, e são mencionadas

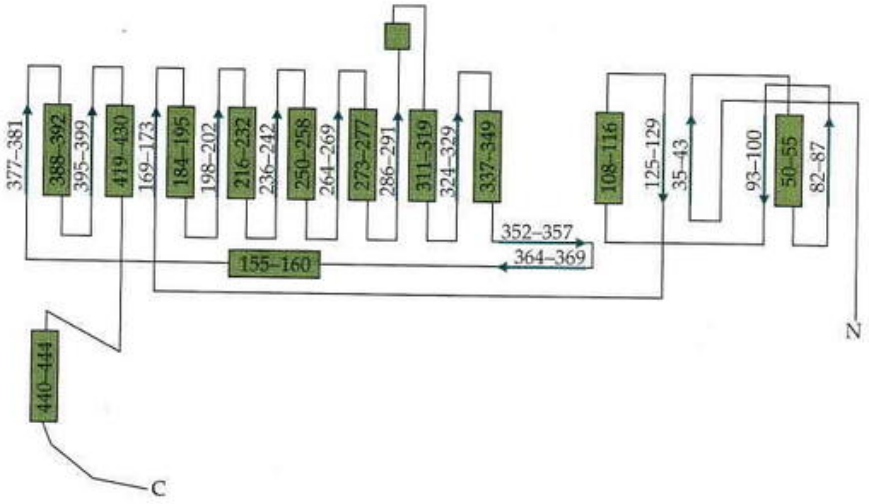


FIGURA 5.8 Estrutura secundária da grande subunidade de Rubisco. Os números referem-se a resíduos de aminoácidos numerados. Os retângulos verdes representam as alfa hélices; as setas azuis representam folhas beta. (Fonte: Kellogg e Juliano 1977.)

ao longo deste livro. Em particular, vários estudos apresentados em um único número da *Annals of the Missouri Botanical Garden*, em 1993, geraram muitas hipóteses de relações, as quais têm sido testadas com outros dados moleculares e morfológicos. Esses estudos iniciais foram notáveis por seu extraordinário valor heurístico. Um foco muito importante foi dado ao trabalho de Chase e colaboradores (1993), o qual gerou uma filogenia para todas as plantas com sementes usando 499 seqüências de *rbcL*; essa filogenia tem sido amplamente citada e é referida com freqüência neste livro.

As árvores baseadas em dados de *rbcL* sustentam muitas idéias que foram aceitas com base na morfologia, tais como a monofilia de vários grupos de famílias bem conhecidas (p. ex., Asclepiadaceae/Apocynaceae, Brassicaceae/Capparaceae, Sapindaceae/Aceraceae/Hippocastanaceae) e a parafilia (p. ex., Caprifoliaceae) ou polifilia (p. ex., Saxifragaceae) de outras. Em outros casos, os dados de *rbcL* ajudaram a resolver relações que anteriormente eram ambíguas. As Ericaceae, por exemplo, já foram incluídas em Sympetalae, mas mais tarde foram posicionadas fora desse grupo. Árvores baseadas em dados de *rbcL*, no entanto, sustentam o posicionamento das Ericales em um clado maior com as Asterídeas, reunindo muitos representantes (mas não todos) das Sympetalae Englerianas (ver Capítulo 3).

Finalmente, em alguns poucos casos, os dados de *rbcL* sugeriram situações bem surpreendentes. Por exemplo, eles posicionaram as nove famílias com membros fixadores de nitrogênio em um único clado, junto a umas poucas famílias que não fazem fixação de nitrogênio (Soltis et al. 1995). Considerando que essas famílias fixadoras de nitrogênio anteriormente eram consideradas completamente não-relacionadas, esse achado sugeriu que essas famílias podem ser mais próximas do que se acreditava anteriormente.

Uma limitação do *rbcL* como um marcador filogenético é sua taxa de mutação lenta. A proteína que esse gene codifica é uma molécula altamente conservada e é altamente restrita ao nível de aminoácidos. Portanto, o gene *rbcL* não é particularmente útil para inferir relações dentro ou entre gêneros altamente relacionados. Por outro lado, outros genes de cloroplasto têm sido utilizados para esse propósito, notavelmente o gene que codifica a subunidade F da NADP desidrogenase (*ndhF*, na pequena região de cópia única), os genes que codificam as subunidades α e β" da RNA polimerase II (*rpoA* e *rpoC2*, na grande região de cópia única) e o gene maturase (um gene que codifica uma proteína que ajuda na remoção de íntrons) no íntron que separa as regiões codificantes do *trnK* (*matK*). Considerando que todas essas seqüências fazem parte do mesmo genoma não-recombinante assim como o *rbcL*, todos compartilham a mesma história (em geral materna).

O gene que codifica a subunidade β da ATP sintetase – *atpB* – tem sido utilizado na solução dos mesmos problemas que o *rbcL*. Esse gene parece evoluir aproximadamente nas mesmas taxas e, assim, proporciona caracteres filogeneticamente informativos adicionais. Dados de *atpB* têm sido combinados com dados de *rbcL* para refinar o panorama de relações entre as angiospermas (Qiu et al. 1999; Soltis et al. 1999, 2000). Além disso, regiões espaçadoras (seqüências não-codificantes entre os genes) e íntrons no cloroplasto têm-se tornado populares em estudos de espécies intimamente relacionadas, embora alguns, tais como o espaçador amplamente utilizado, posicionado entre os genes de RNA transportadores para leucina e fenilalanina (respectivamente, *trnL* e *trnF*), são em geral muito pequenos para produzir uma filogenia realmente definitiva.

Genes mitocondriais

Relativamente poucos trabalhos têm usado genes mitocondriais de plantas para inferir filogenias. Em geral, esses genes evoluem lentamente e são mais úteis para inferir eventos antigos como a origem das angiospermas (Qiu et al. 1999) ou as filogenias de grandes grupos como as plantas com sementes (Soltis et al. 2002). Os genes mitocondriais mais comumente utilizados codificam as subunidades da ATP sintetase (*atp1*, *atpA*) e uma maturase (*matR*).

Genes nucleares

Genes de RNA ribossomal Historicamente, os únicos genes nucleares com um número de cópias alto o suficiente para facilitar os estudos eram os que codificam RNA ribossomal. Tais genes são rearranjados em seqüência de várias centenas a vários milhares de cópias. O rearranjo geral desses genes

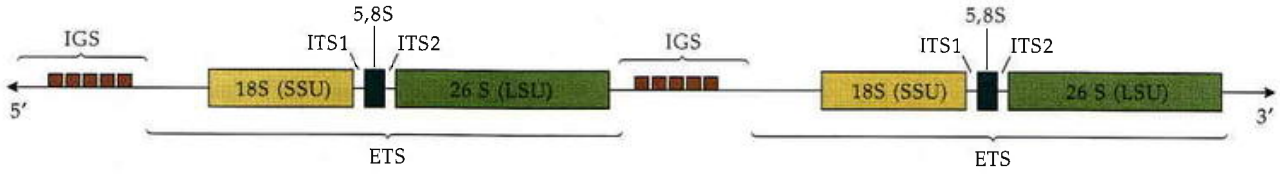


FIGURA 5.9 Estrutura da série ribossomal. As regiões codificantes da pequena subunidade 18S (SSU), unidade 5,8S e grande subunidade 26S (LSU) estão mostradas em retângulos amarelos, azuis e verdes, respectivamente. Os espaçadores estão indicados por linhas pretas, e as pequenas repetições nos espaçadores intergênicos (IGS) estão indicadas por pequenas caixas vermelhas. ETS, espaçadores transcritos externos; ITS, espaçadores transcritos internos.

está ilustrado na Figura 5.9. Os genes codificam a subunidade pequena (18S) e a grande (26S) do ribossomo e são separados por um gene menor (5,8S), e o grupo total de genes é transcrito como uma única unidade. Existem pequenos espaçadores transcritos internos (ITS) entre os três genes. Cada grupo de três genes é separado do grupo subseqüente por um grande espaçador, o espaçador intergênico (IGS). A porção mediana do espaçador não é transcrita e é composta por um número variável de pequenas seqüências repetidas (aproximadamente 100-300 pb cada uma). Essas seqüências parecem exercer uma função na regulação de genes.

Um outro conjunto de RNAr completamente separado codifica somente o RNA 5S (não deve ser confundido com o RNAr 5,8S), uma molécula que funciona com o 26S e um grupo de proteínas para formar a grande subunidade ribossomal. Os genes de RNAr 5S apresentam-se em segmentos seqüenciais de milhares de cópias e são separados por espaçadores não-transcritos.

Tais seqüências altamente repetitivas passam por um processo de homogeneização conhecido como **evolução em concerto**. Se uma mutação ocorre em uma cópia de uma seqüência, esta é geralmente corrigida para que ocorra nas demais cópias. Entretanto, algumas vezes as cópias não-mutadas são "corrigidas" para corresponder com a seqüência mutada, causando modificações nucleotídicas que se propagam pelo segmento. Em outros casos, as muitas cópias da seqüência são geralmente mais similares entre elas do que com as cópias de outras espécies. No entanto, ocorre variação em uma espécie, e algumas dessas seqüências altamente repetitivas podem ser utilizadas para acessar variação dentro e entre populações de uma mesma espécie.

As seqüências dos genes 18S e 26S têm sido usadas para estudar relações entre grandes grupos de plantas. Esses genes são grandes (cerca de 1.800 e 3.300 pb, respectivamente). Eles apresentam algumas regiões que são altamente conservadas, que ajudam no alinhamento, e outras que são suficientemente variáveis, que ajudam na distinção de grupos filogenéticos. Um grande esforço de colaboração, análogo ao estudo envolvendo o gene *rbcL*, gerou uma base de dados de seqüências do gene 18S (Soltis et al. 1997), as quais foram então combinadas com seqüências de *rbcL* e de *atpB* para fornecerem um panorama sobre a evolução das angiospermas (Soltis et al. 1999).

As regiões ITS têm-se tornado uma ferramenta comum para determinar relações entre espécies. Em geral, a região ITS sustentou relações inferidas a partir de cloroplasto ou pela morfologia. Em outros casos, porém, provaram ser polimórficas em espécies, ou mesmo em indivíduos de plantas, sugerindo que a evolução em concerto não homogeneizou completamente as repetições. O polimorfismo é um problema nesses casos, mas ele também fornece uma ferramenta para o entendimento do fluxo gênico e a variação em nível populacional. Devido a esse problema de homogeneização incompleta dos espaçadores ITS, muitos sistematas usam PCR para amplificar a região ITS, mas clonam os mesmos e seqüenciam as cópias de ITS individualmente. Essa abordagem permite uma avaliação da variação de ITS em uma planta e permite a correção para polimorfismos ancestrais. Isso também tem levado à descoberta de que algumas cópias de ITS têm acumulado tantas mutações que o RNA transcrito por estes pode não se dobrar corretamente. Tais genes não-funcionais são conhecidos como **pseudogenes**.

Genes de poucas cópias Genes nucleares com pouco número de cópias têm sido cada vez mais utilizados como marcadores filogenéticos (Sang 2002; Small et al. 2004; Hugues et al. 2006). Para que um gene nuclear seja um indicador filogenético útil, ele não deverá ser facilmente confundido com nenhum outro gene. Considerando que muitos genes nucleares são duplicados ou fazem parte de um pequeno grupo de genes (uma **família gênica**), alguns procedimentos preliminares são em geral necessários para que se tenha certeza de que todas as seqüências utilizadas correspondem a genes que são relacionados por descendência (**genes ortólogos**), e não simplesmente duplicações recentes (**genes parálogos**).

A teoria de genética de populações sugere que a variação alélica não deveria levar a enganos durante estudos de espécies intimamente relacionadas, porque os alelos em uma espécie devem ser mais relacionados entre si do que em relação aos alelos de outras espécies. Os dados de muitos genes nucleares sustentam essa expectativa.

Os genes de fitocromos, os quais codificam proteínas que respondem a sinais luminosos e controlam o crescimento vegetal, o desenvolvimento e a fotossíntese, mostram-se particularmente esclarecedores. Existem quatro genes principais de fitocromos em angiospermas, sendo denominados pelas letras *A*, *B*, *C* e *E*. (O fitocromo *D* ocorre em Brassicales e é uma duplicação relativamente recente de *B*.) Todos esses genes são descendentes de um gene de fitocromo ancestral que foi duplicado uma vez no ancestral das plantas com sementes. Uma das cópias foi o ancestral dos fitocromos *A* e *C*, e a outra, o ancestral de *B* e *E*. A duplicação *A/C* ocorreu antes da origem das angiospermas. Os fitocromos *A* e *C* foram utilizados para produzir uma filogenia das angiospermas "basais" (Mathews e Donoghue 1999), cujos resultados são similares à filogenia produzida a partir de genes de cloroplasto. Além disso, alguns *loci* individuais de fitocromos têm sido utilizados para ajudar a resolver a filogenia de *Aristolochia* (Ohi-Toma et

al. 2006), Orobanchaceae (Bennet e Mathews 2006) e *Pereskia* e outros cactos relacionados (Edwards et al. 2005).

Íntrons de genes nucleares são em geral mais variáveis do que os ITS ou as regiões do cloroplasto mais variáveis, e conseqüentemente constituem ferramentas úteis para avaliar relações entre espécies similares ou até mesmo entre populações. Por exemplo, Olsen e Schaal (1999) utilizaram íntrons do gene metabólico que codifica para glucose 6-fosfato desidrogenase a fim de determinar em que local do Brasil a mandioca cultivada (*Manihot esculenta*) foi domesticada a partir de populações selvagens.

Malcomber (2002) utilizou íntrons do gene que codifica a triose fosfato isomerase e dois genes diferentes para fosfoenolpiruvato carboxilase para acessar relações entre espécies de *Gaertnera*, um representante de Rubiaceae. Íntrons do gene que codifica para a *granule-bound starch synthase* I (*GBSSI*, ortólogo do gene conhecido como *waxy* em milho – como é chamado por aqueles que trabalham com o gene nessa planta) têm sido utilizados para determinar relações entre espécies de gramíneas, a tribo Pyreae de Rosaceae, batatas e Convolvulaceae (Mason-Gamer et al. 1998; Evans et al. 2000; Manos et al. 2001; Peralta e Spooner 2001).

Quando se utilizam íntrons nucleares como marcadores filogenéticos, é em geral mais produtivo testar vários genes para um subgrupo dos *taxa* a serem estudados. A escolha do gene nuclear não é particularmente crítica (assumindo-se que a ortologia possa ser demonstrada), mas é mais eficiente escolher um gene que possa ser facilmente amplificável por PCR, que possa ser prontamente alinhado entre os *taxa* estudados e que forneça variação suficiente para elucidar as relações.

Combinando dados de vários genes Em vários estudos citados anteriormente, e muitos outros citados nos Capítulos 8 e 9, os dados de vários genes têm sido combinados. À medida que o custo das seqüências diminui, o uso de múltiplos genes tem-se tornado cada vez mais comum. Essa prática freqüentemente fornece melhor suporte para relações específicas e esclarece padrões que eram obscuros quando somente um gene era utilizado.

Seqüências nucleares não-codificantes presentes em alto número de cópias Ao contrário do cloroplasto, do RNA ribossomal e de genes nucleares que codificam proteínas, seqüências nucleares não-codificantes que ocorrem em grande número de cópias evoluem rapidamente e são conseqüentemente úteis em questões que abrangem níveis populacionais. As seqüências utilizadas são em geral pequenas e repetidas muitas vezes, freqüentemente em muitos locais no genoma.

Os chamados **minissatélites** ou **repetições em seqüência em número variável** (**VNTR**) constituem seqüências repetidas e geralmente correspondem a 10 pares de bases de comprimento. Nos **microssatélites,** as repetições são muito menores, consistindo em somente dois ou três nucleotídeos. Cada seqüência repetida é instável e propensa a erros de replicação, usualmente derivados de **deslizes na replicação** (embora o *crossing-over* desigual também seja uma possibilidade em alguns casos).

O deslize de replicação ocorre quando o DNA está sendo copiado. As fitas se separam para a replicação, mas reanelam fora da região correspondente, levando à formação de uma alça no DNA. Mecanismos de reparo podem remover a alça (levando à perda de uma unidade repetida) ou inserir bases extras na fita oposta (levando à duplicação). Em função dessa instabilidade, indivíduos freqüentemente variam no número de repetições em um lócus de satélite específico. Essa variação pode ser usada para determinar uma "impressão digital" do DNA única a uma planta específica ou a grupos intimamente relacionados de plantas. Estudos de estrutura populacional geralmente dependem de uma avaliação precisa das relações entre indivíduos vegetais, e esses marcadores são úteis para tal determinação.

Outro método freqüentemente utilizado para estudos em níveis populacionais é o método do **DNA polimórfico amplificado ao acaso** (**RAPD**). Nessa técnica, pequenos (10 pb) inicializadores de PCR são desenhados com seqüências arbitrárias. Essas seqüências aleatórias geralmente serão complementares a uma ou mais regiões em algum local do genoma da planta, e os inicializadores irão se ligar a elas e amplificar um fragmento de DNA.

Ao realizar muitos PCRs com inicializadores aleatórios, pode-se encontrar fragmentos que distingam indivíduos de plantas ou populações. Tais fragmentos permitem rápida avaliação de quantos genótipos estão presentes em uma população e uma estimativa bruta de quão diferentes são esses genótipos. No entanto, a técnica é limitada porque a identidade dos fragmentos não é conhecida. Em outras palavras, um fragmento de 150 pb em uma planta pode na verdade não representar a mesma porção de um fragmento de 150 pb do genoma em outra planta, porque o único critério de similaridade é o tamanho do fragmento. Para verificar a identidade dos fragmentos é necessária a análise por Southern blotting ou por sítio de restrição (ver adiante); nesse ponto a técnica de RAPD torna-se tão laboriosa quanto a de sítios de restrição ou estudos de seqüenciamento. Outras técnicas, tais como polimorfismos de comprimento de fragmentos amplificados (AFLP), têm sido desenvolvidas para evitar os problemas do RAPD, mas uma ampla discussão sobre isso está além do escopo deste livro. Muitos estudos empregando genes de muitas cópias são publicados na revista *Molecular Ecology*, a qual constitui uma rica fonte de informação sobre estudos em sistemática de espécies intimamente relacionadas.

Análise de sítios de restrição

Os primeiros estudos em sistemática molecular empregaram **análises de sítio de restrição**, o método de escolha dos anos 1980. Essa técnica pode ser usada para gerar mapas de genes individuais ou genomas inteiros. Muito do que sabemos hoje sobre a estrutura dos genomas do cloroplasto e mitocondrial decorre de tais estudos (para revisão, ver Olmstead e Palmer 1994 e Sytsma e Hahn 1997 e vários capítulos em Soltis et al. 1998).

Em análises de sítios de restrição, o DNA é extraído da planta e é cortado com **enzimas de restrição** – enzimas que cortam o DNA em uma seqüência específica. A enzima conhecida como *Bam*HI, por exemplo, corta o DNA em qualquer local em que ela encontra a seqüência GGATCC, e a *Eco*RI corta em GAATTC.* Um mapa é construído primeiramente pelo corte do DNA com uma enzima e exame do padrão resultante

* Os nomes das enzimas de restrição são acrônimos baseados na primeira letra do gênero e nas duas primeiras letras da espécie da bactéria da qual a enzima foi isolada. Assim, *Bam*HI vem de *Bacillus amyloliquefaciens*, *Eco*RI, de *Escherichia coli*.

de fragmentos de restrição, em seguida pelo corte do DNA com a segunda enzima e, no final, pelo corte com ambas as enzimas ao mesmo tempo. Esse processo cria uma espécie de quebra-cabeça de onde a ordem dos sítios de restrição pode ser construída ao se comparar o tamanho dos fragmentos.

Para montar um mapa de sítios de restrição do genoma de cloroplasto, é importante incluir somente fragmentos do cloroplasto e não confundi-los com segmentos do DNA nuclear ou mitocondrial. Uma maneira de se fazer isso é moer a planta e separar os cloroplastos do restante do tecido antes do isolamento do DNA e cortá-lo. No entanto, essa abordagem é trabalhosa e foi substituída pela técnica de **Southern blotting** (nome dado em função do inventor E. M. Southern), em que DNA do cloroplasto, mitocondrial e nuclear permanecem misturados e são cortados simultaneamente com a enzima de restrição. O DNA cortado é então migrado por meio de um gradiente elétrico em um gel. O gel é coberto por um pedaço de papel de *nylon* (denominado membrana), e o DNA é transferido para o *nylon* em um processo similar ao de uma serigrafia.

Em seguida, um segmento conhecido do DNA de cloroplasto (a **sonda**) é marcado com fósforo radioativo e desnaturado para produzir fita simples. Essa fita simples de DNA se liga ao DNA na membrana; esta se ligará somente às seqüências complementares (cloroplasto). A membrana é colocada em contato com um filme de raio X. As bandas de DNA às quais a sonda se ligou aparecem como linhas escuras no filme. Todos os demais fragmentos de DNA (do núcleo, mitocôndria e demais partes do cloroplasto) estão presentes, mas estão invisíveis.

A análise por sítio de restrição foi inicialmente usada para determinar a ordem dos genes, em particular no genoma de cloroplasto. Por exemplo, a família de gramíneas (Poaceae) tem três regiões do genoma de cloroplasto que são invertidas em relação à maioria das demais angiospermas. Uma delas é única para Poaceae, a outra é compartilhada com Joinvilleaceae e a terceira é compartilhada com Joinvilleaceae e Restionaceae (Doyle et al. 1992). A presença de uma inversão única para Poaceae não é surpreendente; a família é inquestionavelmente monofilética, um resultado que pode ser confirmado por quase todos os tipos de dados. As inversões compartilhadas com Joinvilleaceae e Restionaceae, no entanto, ajudaram a esclarecer os dados morfológicos, que sugerem que estes podem ser os grupos-irmãos das gramíneas.

Esse método relativamente simples tem-se tornado uma ferramenta poderosa para a sistemática. Esta tem sido utilizada mais notavelmente em estudos do genoma de cloroplasto. As seqüências (sítios de restrição) são contadas como presença ou ausência, e tais contagens são utilizadas como caracteres em análises filogenéticas. A presença ou a ausência de sítios de restrição cria fragmentos de DNA de diferentes tamanhos; estes são conhecidos como **Polimorfismo de Tamanho de Fragmento de Restrição**, ou RFLPs. Os métodos utilizados para esse tipo de estudo são os mesmos que aqueles usados para estudos de mapeamento do genoma nuclear, que agora são mais comumente feitos com Southern blotting. Ainda existe outro método inventado após a PCR que está disponibilizado atualmente, o qual amplifica um segmento específico de DNA que é posteriormente cortado com enzimas de restrição.

A vantagem em utilizar qualquer abordagem baseada em sítio de restrição é que, potencialmente, pode-se cobrir uma grande porção de DNA que, por conseqüência, é menos sensível à seleção local ou a diferenças nas taxas de mutação. Também existe uma desvantagem, é claro, porque a posição exata do sítio de restrição é desconhecida (p. ex., dentro ou fora de um gene, na terceira posição de um códon ou não), então é impossível saber se um ganho ou perda de um sítio de restrição ocorreu exatamente no mesmo local entre vários *taxa*. Além disso, com métodos corriqueiros, a estimativa do tamanho dos fragmentos de restrição é eficiente para somente 50 ou 100 pb; assim, dois sítios muito próximos um do outro podem ser facilmente confundidos. Finalmente, um sítio de restrição é uma seqüência de DNA de 4 a 6 bases que pode ser perdida por uma mutação em qualquer uma de suas quatro ou seis bases. Isso significa que diferentes mutações serão visualizadas como a mesma e não podem ser distinguidas.

Atualmente, análises por sítios de restrição são menos usuais do que foram no passado, isso porque o seqüenciamento tornou-se muito eficiente. Como ferramenta de laboratório, no entanto, permanecem úteis para a visualização de clones de genes nucleares e para mapeamento do genoma nuclear.

Mapeamento do genoma nuclear

O mapeamento do genoma nuclear tem-se tornado cada vez mais comum em estudos evolutivos, particularmente nos realizados em parentes próximos de plantas cultivadas e nos principais sistemas-modelo para biologia molecular. Estudos comparativos usando o genoma nuclear foram realizados em gramíneas, nas Solanaceae e nas Brassicaceae e estão sendo igualmente desenvolvidos em outras famílias. Além disso, estudos relativos ao mapeamento do genoma nuclear estão ainda iniciando a abordagem de questões de especiação.

Gerar um mapa do genoma nuclear requer um grande compromisso de tempo e esforço. Duas plantas devem ser cruzadas e sua progênie F_1 deve ser autopolinizada para produzir um grande número de plantas F_2. Então os genótipos de parentais e progênie são determinados por meio do uso de marcadores RFLP, RAPD ou AFLP; esses marcadores devem ser polimórficos entre os parentais. Essa técnica geralmente requer o uso de programas estatísticos sofisticados para inferir as inter-relações.

Em um estudo de *Mimulus*, Bradshaw e colaboradores (1995) constataram que a mudança da polinização por abelhas para polinização por pássaros (ver página 127) envolveu oito genes, os quais eles conseguiram localizar em grupos ligados (grupos de genes que são fisicamente próximos, isto é, "ligados"; o maior grupo de ligação possível é equivalente a um cromossomo). Em um estudo similar de *Helianthus*, Rieseberg e colaboradores (1995, 1996) constataram que duas espécies (*H. annuus* e *H. petiolaris*) diferiam por pelo menos dez rearranjos genômicos (três inversões e pelo menos sete translocações), as quais afetaram a recombinação genética e possibilidades de introgressão. O genoma de seu híbrido derivado *H. anomalus* foi rearranjado com relação ao genoma das espécies parentais, assim a espécie é, do ponto de vista reprodutivo, parcialmente isolada de ambos os parentais. O

grupo de Rieseberg criou, dessa forma, novos híbridos de *H. annuus* e *H. petiolaris* e constatou que os rearranjos cromossômicos nos híbridos experimentais foram similares aos da espécie híbrida que ocorre naturalmente, *H. anomalus*. Eles concluíram que certas combinações de genes e rearranjos de genes foram seletivamente favorecidos no híbrido.

Não está claro se o mapeamento do genoma nuclear se tornará simples o suficiente para ser aplicado a muitas espécies em um estudo sistemático. No entanto, tais estudos já estão se tornado extremamente valiosos para sistematas interessados nos mecanismos do processo de especiação.

Resumo

Técnicas moleculares fornecem ferramentas poderosas para estudos em evolução e filogenia. A maioria dos dados quanto a relações no nível de espécie e acima foram obtidos a partir do genoma de cloroplasto e de seqüências altamente repetidas dos genes do RNA ribossomal. Contudo, cada vez mais, genes nucleares de poucas cópias proporcionam novas descobertas. Novas ferramentas estão continuamente sendo desenvolvidas para o estudo da variação dentro e entre populações, incluindo métodos de mapeamento genômico. Na medida em que essas ferramentas se tornem mais difundidas, elas fornecerão novas informações sobre os processos de diferenciação em nível populacional.

No entanto, independentemente da eficiência dos dados moleculares, os dados morfológicos permanecerão críticos para estudos filogenéticos. As principais questões em sistemática vegetal ainda são morfológicas. Questões sobre a origem das espécies, os mecanismos de diversificação e a melhor maneira para classificar toda a diversidade requerem tanto um entendimento da morfologia quanto da filogenia. Atualmente, podemos prever um futuro onde filogenias robustas terão sido construídas para todos os grupos de plantas, e a questão da sistemática mudará de "Qual é a filogenia do meu grupo?" para "Como surgiu a diversidade morfológica no meu grupo?".

BIBLIOGRAFIA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

Itens marcados com asterisco são especialmente recomendados para os leitores interessados em informações adicionais sobre os assuntos discutidos neste capítulo.

*Avise, J. C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution.* Chapman & Hall, New York.

Bennett, J. R. and S. Mathews. 2006. Phylogeny of the parasitic plant family Orobanchaceae inferred from phytochrome A. *Am. J. Bot.* 93: 1039-1051.

Bradshaw, H. D., S. M. Wilbert, K. B. Otto and D. W. Schemske. 1995. Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers *(Mimulus). Nature* 376: 762-765.

Catalán, R, E. A. Kellogg and R. G. Olmstead. 1997. Phylogeny of Poaceae subfamily Pooideae based on chloroplast *ndhF* gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 8: 150-166.

*Chase, M. W. and 41 others. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528-580.

Davis, J. I. and R. J. Soreng. 1993. Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae) as inferred from chloroplast DNA restriction site variation. *Am. J. Bot.* 80:1444-1454.

De Ia Torre, J. E. B., M. G. Egan, M. S. Katari, E. D. Brenner, D. W. Stevenson, G. M. Coruzzi and R. DeSalle. 2006. Estimating plant phylogeny: Lessons from partitioning. *BMC Evol. Biol. 6:* 48.

Downie, S. R., E. Lianas and D. S. Katz-Downie. 1996. Multiple independent losses of the *rpoC1* intron in angiosperm chloroplast DNAs. *Syst. Bot.* 21: 135-151.

Doyle, J. J., J. I. Davis, R. J. Soreng, D. Garvin and M. J. Anderson. 1992. Chloroplast DNA inversions and the origin of the grass family (Poaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 7722-7726.

Edwards, E. J., R. Nyffeler and M. J. Donoghue. 2005. Basal cactus phylogeny: Implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. *Am. J. Bot.* 92: 1177-1188.

Evans, R. C., L. A. Alice, C. S. Campbell, E. A. Kellogg and T. A. Dickinson. 2000. Multiple putative *GBSSI* loci in the Rosaceae: Characterization and potential phylogenetic utility. *Mol. Phylogenet. Evol.* 11: 388-400.

*Graur, D. and W.-H. Li. 2000. *Fundamentals of molecular evolution,* 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Hall, B. G. 2004. *Phylogenetic trees made easy: A how to manual,* 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Hsiao, C., N. J. Chatterton, K. H. Asay and K. B. Jensen. 1994. Molecular phylogeny of the Pooideae (Poaceae) based on nuclear rDNA (ITS) sequences. *Theor. Appl. Genet.* 90: 389-398.

Hughes, C. E., R. J. Eastwood and C. D. Bailey. 2006. From famine to feast? Selecting nuclear DNA sequence loci for plant species level phylogeny reconstruction. *Philos. Trans. R. Soc. London* B 361: 211-225.

Jansen, R. K. and J. D. Palmer. 1987. A chloroplast DNA inversion marks an ancient evolutionary split in the sunflower family (Asteraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 5818-5822.

Jansen, R. K., C. Kaittanis, S.-B. Lee, C. Saski, J. Tomkins, A. J Alverson and H. Daniell. 2006. Phylogenetic analyses of *Vitis* (Vitaceae) based on complete chloroplast genome sequences: effects of taxon sampling and phylogenetic methods on resolving relationships amongrosids. BMC *Evolutionary Biology* 6:32-46.

Kellogg, E. A. and J. L. Bennetzen. 2004. The evolution of nuclear genome structure in seed plants. *Am. J. Bot.* 91: 1709-1725.

Kellogg, E. A. and N. D. Juliano. 1997. The structure and function of RuBisCO and their implications for systematic studies. *Am. J. Bot.* 84:413-428.

Kellogg, E. A., R. Appels and R. J. Mason-Gamer. 1996. When genes tell different stories: The diploid genera of Triticeae (Gramineae). *Syst. Bot.* 21: 321-347.

Madison, D. and W. Maddison. 2005. Mac-Clade 4.0. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Malcomber, S. T. 2002. Phylogeny of *Gaertnera* Lam. (Rubiaceae) based on multiple DNA markers: Evidence of rapid radiation in a widespread, morphologically diverse genus. *Evolution* 56: 42-57.

Manos, P. S., R. E. Miller and P. Wilkin. 2001. Phylogenetic analysis of *Ipomoea, Argyreia, Stictocardia,* and *Turbina* suggests a generalized model of morphological evolution in morning glories. *Syst. Bot.* 26: 585-602.

Mason-Gamer, R. J. and E. A. Kellogg. 1996. Chloroplast DNA analysis of the monogenomic Triticeae: Phylogenetic implications and genome-specific markers. In *Methods of genome analysis in plants: Their merits and pitfalls,* P. Jauhar (ed.), 301-325. CRC Press, Boca Raton, FL.

Mason-Gamer, R. J., C. F. Weil and E. A. Kellogg. 1998. Granule-bound starch synthase: Structure, function, and phylogenetic utility. *Mol. Biol. Evol.* 15: 1658-1673.

Mathews, S. and M. J. Donoghue. 1999. The root of angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochrome genes. *Science* 286: 947-950.

Mathews, S. and R. A. Sharrock. 1996. The phytochrome gene family in grasses (Poaceae): A phylogeny and evidence that grasses have a subset of the loci found in dicot angiosperms. *Mol. Biol. Evol.* 13: 1141-1150.

McMahon, M. M., and M. J. Sanderson. 2006. Phylogenetic supermatrix analysis of GenBank sequences for 2228 papilionoid legumes. *Syst. Biol.* 55: 818-386.

Mount, D. W. 2001. *Bioinformatics: Sequence and genome analysis.* Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY.

Ohi-Toma, T., T. Sugawara, H. Murata, S. Wanke, C. Neinhuis and J. Murata. 2006. Molecular phylogeny of *Aristolochia* sensu lato (Aristolochiaceae) based on sequences of *rbcL, matK,* and *phyA* genes, with special reference to differentiation of chromosome numbers. *Syst. Bot.* 31: 481-492.

*Olmstead, R. G. and J. D. Palmer. 1994. Chloroplast DNA systematics: A review of methods and data analysis. *Am. J. Bot.* 81: 1205-1224.

Olsen, K. M. and B. A. Schaal. 1999. Evidence on the origin of cassava: Phylogeography of *Manihot esculenta. Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 5586-5591.

*Page, R. D. M. and E. C. Holmes. 1998. *Molecular evolution: A phylogenetic approach.* Blackwell, Oxford.

Peralta, I. E. and D. M. Spooner. 2001. Granule-bound starch synthase *(GBSSI)* gene phylogeny of wild tomatoes *(Solanum* L. section *Lycopersicon* (Mill.) Wettst. subsection *Lycopersicon). Am. J. Bot.* 88: 1888-1902.

Petersen, G. and O. Seberg. 1997. Phylogenetic analysis of the Triticeae (Poaceae) based on *rpoA* sequence data. Mol. *Phylogenet. Evol.* 7:217-230.

Qiu, Y.-L. and 9 others. 1999. The earliest angiosperms: Evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402: 404-407.

Rieseberg, L. H., C. VanFossen and A. Desrochers. 1995. Genomic reorganization accompanies hybrid speciation in wild sunflowers. *Nature* 375: 313-316.

Rieseberg, L. H., B. Sinervo, C. R. Linder, M. Ungerer and D. M. Arias. 1996. Role of gene interactions in hybrid speciation: Evidence from ancient and experimental hybrids. *Science* 272: 741-745.

Sang, T. 2002. Utility of lowcopy nuclear gene sequences in plant phylogenetics. *Critical Rev. Biochem. Mol. Biol.* 37: 121-147.

Schranz, M. E., M. Lysak and T. Mitchell-Olds. 2006. The ABCs of comparative genomics in the Brassicaceae: Building blocks at crucifer genomes. *Trends Plant Sci.* 30: 1-8.

Small, R. L., R. C. Cronn and J. F. Wendel. 2004. Use of nuclear genes for phylogeny reconstruction in plants. *Aust. Syst. Bot.* 17: 145-170.

Soltis, D. E., M. Mayer, P. S. Soltis and M. Edgerton. 1991. Chloroplast DNA variation in *Tellima grandiflora* (Saxifragaceae). *Am. J. Bot.* 78:1379-1390.

Soltis, D. E., P. S. Soltis, D. R. Morgan, S. M. Swensen, B. C. Mullin, J. M. Dowd and P. G. Martin. 1995. Chloroplast gene sequence data suggest a single origin of the predisposition for symbiotic nitrogen fixation in angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 2647-2651.

Soltis, D. E. and 15 others. 1997. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 1-49.

*Soltis, D. E., P. S. Soltis and J. J. Doyle (eds.). 1998. *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing.* KLuwer, Boston.

Soltis, D. E. and 15 others. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL,* and *atpB* sequences. *Bot. J. Linnean Soc.* 133: 381-461.

Soltis, D. E., P. S. Soltis and M. J. Zanis. 2002. Phylogeny of seed plants based on evidence from eight genes. *Am. J. Bot.* 89: 1670-1681.

Soltis, P. S., D. E. Soltis and M. W. Chase. 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a research tool for comparative biology. *Nature* 402: 402-404.

*Swofford, D. L., G. J. Olsen, P. J. Waddell and D. M. Hillis. 1996. Phylogenetic inference. In *Molecular systematics,* 2nd ed., D. M. Hillis, C. Moritz and B. K. Mable (eds.), 407-514. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

*Sytsma, K. J. and W. J. Hahn. 1997. Molecular systematics: 1994-1995. *Prog. Bot.* 58: 470-499.

Wendel, J. F., A. Schnabel and T. Seelanan. 1995. An unusual ribosomal DNA sequence from *Gossypium gossypioides* reveals ancient, cryptic, intergenomic introgression. *Mol. Phylogenet. Evol.* 4: 298-313.

A Evolução da Diversidade Vegetal

6

O planeta Terra sustenta aproximadamente 260.000 espécies de traqueófitas. Estas abrangem desde plantas diminutas, como as flutuantes lentilhas d'água (*Lemna* e *Spirodela*, Araceae), com alguns milímetros de tamanho e desprovidas de folhas, até árvores volumosas, tais como as sequóias (*Sequoia*, Cupressaceae), com mais de 100 m de altura e idade de milhares de anos. Tão diferentes como podem nos parecer estes exemplos extremos, estes organismos, no entanto, apresentam um ancestral em comum na árvore da vida. A evolução (mudanças genéticas ao longo do tempo) é a fonte da enorme diversidade da própria árvore da vida (Quadro 6 A). A principal preocupação dos sistematas é identificar e compreender os conjuntos de organismos produzidos pela evolução.

Um componente essencial da evolução é a variação natural entre os indivíduos. Assim, é importante entender como surge tal variação e como ela se distribui em um contexto geográfico. Os processos que originam unidades discretas de variação (*taxa*) são de particular interesse para os sistematas, especialmente aqueles que resultam na formação de espécies (**especiação**). A função do **fluxo gênico** (intercâmbio de genes entre populações) na formação e manutenção de *taxa* vegetais não está clara. Para que uma espécie origine duas novas espécies, uma interrupção do fluxo gênico entre as espécies em formação é aparentemente necessária. A fecundação entre indivíduos de plantas de diferentes espécies pode dissipar os limites entre elas, mas em muitos casos este fenômeno decorre em um efeito surpreendentemente pequeno na variação morfológica dentro de cada espécie.

O fluxo gênico entre espécies (**hibridização**, às vezes referido como reticulação) tem uma função dupla no processo de especiação. Por um lado, pode reduzir a diversidade por meio da fusão de espécies. Por outro, pode ser uma poderosa ferramenta de especiação, especialmente se associada com eventos de poliploidia, fonte importante de variação genética entre espécies de plantas.

QUADRO 6A Teorias sobre a evolução dos organismos

A evolução tem sido freqüentemente definida de dois modos: (1) mudanças nas freqüências gênicas e (2) descendência com modificação. Esta última definição é associada a Charles Robert Darwin (1809-1882) (Figura 6.1), que concebeu a teoria hoje denominada **Darwinismo.** O Darwinismo é uma das idéias mais significativas da História e influenciou profundamente não apenas as ciências biológicas, mas também a perspectiva do ser humano sobre sua posição no mundo.

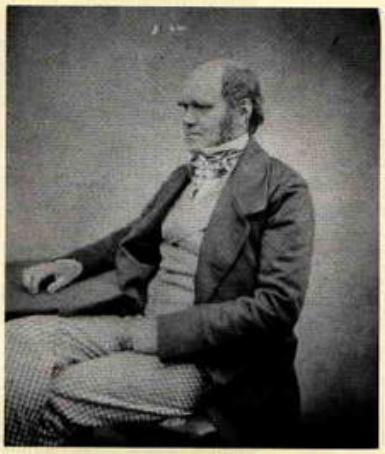


FIGURA 6.1 Charles Darwin no seu apogeu. (Foto: cortesia da American Philosophical Society.)

Outros pesquisadores, sendo Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) o mais notável entre eles, sugeriram também que os organismos se modificam através do tempo. Esta idéia era sustentada pela descoberta de numerosos fósseis, bem como pela considerável idade da Terra. No entanto, Lamarck acreditava na herança de caracteres adquiridos. Quando Darwin iniciou suas pesquisas, a idéia generalizada era de que todos os organismos eram produtos da criação divina. As observações de história natural efetuadas por Darwin (tanto na Inglaterra quanto nas suas viagens como naturalista a bordo do HMS *Beagle*, que circundou o globo entre 1831 e 1836), junto com anos de elaboração, levaram-no a elaborar sua teoria, que foi apresentada em 1859 no livro *A Origem das Espécies**. Darwin percebeu que os organismos estão relacionados entre si em uma ramificada árvore da vida e concebeu o processo que poderia dar origem a este padrão. Ele chamou este processo de **seleção natural.** A lógica deste processo se baseia em um conjunto de observações alinhavadas por Darwin, bem como em duas inferências principais decorrentes destas observações (Figura 6.2).

Thomas Malthus (1766-1834), um influente economista inglês, percebeu que as populações humanas são superfecundas, isto é, são capazes de aumentos numéricos em proporções geométricas. Darwin estendeu esta idéia ao mundo natural. O fato de as populações naturais geralmente não experimentarem explosões demográficas, permanecendo em estado estacionário, poderia ser explicado pelas limitações geradas pelos recursos limitados. Estes três primeiros fatos (superfecundidade, o estado estacionário das populações e a limitação de recursos) levaram Darwin à sua primeira inferência: existe uma luta pela sobrevivência. Apenas os organismos mais sadios e mais adaptados (p. ex., plantas cujas flores atraem mais eficientemente os polinizadores) poderão competir com sucesso contra outros indivíduos pelos recursos que necessitam para viver e reproduzir-se.

Darwin juntou esta inferência com o fato de existir variação entre os indivíduos de uma espécie. Esta noção era bem compreendida por criadores de animais e cultivadores de plantas na época de Darwin, mas em geral não era aceita fora

* N. de T. Na verdade, Darwin apresentou a teoria da evolução juntamente com Alfred Russell Wallace, em 1858, na forma de uma carta conjunta à Linnean Society de Londres, que foi publicada por esta sociedade ("On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection"). O texto, na íntegra, pode ser conferido em http://darwin-online.org.uk/.

A diversidade das plantas é fortemente moldada pelo sistema reprodutivo. Reprodução uniparental, por meio de autopolinização ou meios assexuais, tende a produzir menor diversidade que a encontrada em grupos com reprodução estritamente biparental.

A seção final deste capítulo trata do conceito de espécie, um tema que tem sido intensamente debatido por sistematas e biólogos evolutivos. Embora muitos biólogos definam uma espécie como um conjunto de populações que não troca genes com outras populações, o fluxo gênico falha como critério para definir espécie se estritamente aplicado às plantas, pois hibridização interespecífica e reprodução uniparental são eventos freqüentes nestas. Aquele táxon geralmente reconhecido como uma espécie de planta muitas vezes hibridiza, e eventos de reprodução uniparental reduzem uma comunidade reprodutiva a um indivíduo ou à progênie de um único indivíduo. Assim, em geral, os sistematas não insistem no conceito de comunidades reprodutivas para definir espécies. Ao invés disso, eles utilizam uma ampla gama de evidências que sustentam que uma população ou um conjunto de populações constituem uma linhagem evolutiva independente.

Os caracteres mais utilizados para definir espécies são morfológicos: os indivíduos de uma dada espécie de planta são morfologicamente mais semelhantes entre si do que com os indivíduos de outra espécie. Caracteres moleculares, cuja utilização vem se tornando mais freqüente, desafiam e complementam a delimitação das espécies baseada apenas em caracteres morfológicos.

A diversidade vegetal é o resultado da evolução

A confirmação da evolução como fonte da biodiversidade vem dos fósseis, da observação de caracteres compartilhados por grupos de organismos, da observação da variação dos organismos em um contexto geográfico e de estudos ambientais. Fósseis de plantas com flores (Figura 6.3) documentam a evolução das estruturas (flores, frutos, folhas e outras partes), bem como a origem e extinção de espécies, gêneros e famílias (Stewart e Rothwell 1993). Embora existam muitas lacunas no registro fóssil, este registra inequivocamente as mudanças

deste contexto. Desde a época dos gregos antigos, uma espécie (por exemplo, uma espécie em particular de carvalho) era considerada a manifestação de uma essência imutável. Quaisquer desvios desta essência eram considerados sem importância. Em segundo lugar, Darwin sabia, ou por meio de experimentos próprios ou por meio de criadores, que a progênie tende a assemelhar-se com seus parentais. Embora não compreendesse os mecanismos da herança, ele percebeu que esta era essencial para sua segunda inferência: a seleção natural.

Quando a variação afeta o resultado da luta pela sobrevivência (como a atratividade de uma flor para o polinizador), indivíduos com os caracteres mais vantajosos sobrevivem e se reproduzem mais do que os outros. A progênie destes indivíduos bem-sucedidos será mais freqüente nas futuras gerações do que aquela de indivíduos menos bem-sucedidos. Sem a hereditariedade, pela qual os caracteres são transferidos dos indivíduos a futuras gerações, as populações não mudariam através do tempo. Para resumir o Darwinismo, mudanças herdáveis na aptidão promovem a seleção natural e a evolução. Embora a seleção natural seja responsável por grande parte das mudanças evolutivas, uma força alternativa pode atuar algumas vezes. Quando a força de seleção natural é fraca, o acaso pode governar o curso das mudanças evolutivas. Um gene pode estar presente em uma população ou espécie não porque confere maior aptidão do que outros genes, mas apenas por acaso. Este processo, conhecido como deriva gênica, é descrito nas páginas 124-125 e é a base da **teoria neutral da evolução molecular** (ver Li 1997). "Neutral" refere-se ao fato de que algum grau de variação não afeta (e, portanto, tem efeito neutro) a sobrevivência dos organismos.

Pouco depois da publicação de *A Origem das Espécies*, o monge austríaco Gregor Mendel (1822-1884) efetuou uma série de elegantes experimentos demonstrando a herança na ervilha comum de jardim. Tais experimentos não tiveram a devida apreciação até o início do século XX, quando se tornaram a pedra fundamental da genética. Mais tarde, dois cientistas britânicos (R. A. Fisher e J. B. S. Haldane) e um cientista americano (Sewall Wright) sentaram as bases da genética de populações e elaboraram ferramentas teóricas e quantitativas para o estudo das mudanças evolutivas nas populações. Modificado pela genética de populações, o Darwinismo foi renomeado **Neodarwinismo**.

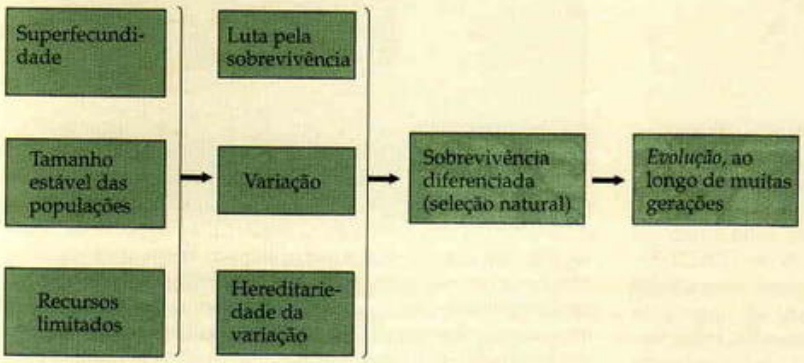


FIGURA 6.2 A lógica de Darwin. Três observações – (1) os organismos são capazes de aumento rápido no número de indivíduos (superfecundidade), mas (2) o tamanho da população geralmente é estável e (3) os recursos são limitados – levaram a inferência de que existe uma luta pela sobrevivência entre os indivíduos. Duas observações adicionais, de que existe uma variação natural entre os indivíduos e que esta variação é herdável, levaram a inferência da existência de sobrevivência diferenciada (i.e., seleção natural) e da evolução ao longo de muitas gerações. (Modificada de Mayr 1977.)

morfológicas dos organismos (que envolveram mudanças gênicas) através dos milhões de anos da vida na Terra.

O fato de os seres vivos apresentarem processos genéticos e bioquímicos comuns sustenta fortemente uma única origem para a vida na história da Terra. Todos os organismos desenvolvem certas funções essenciais por meio das mesmas vias metabólicas. A glicólise, por exemplo, é uma série coordenada de reações bioquímicas que envolvem a quebra parcial da glicose que conduz à síntese de moléculas de adenosina trifosfato (ATP) no citoplasma de todas as células vivas. O ciclo do ácido cítrico é uma continuação da quebra da glicose que gera mais ATP e que acontece nas mitocôndrias, organelas encontradas em todos os organismos eucariontes.

FIGURA 6.3 Reconstrução de um ramo com flor e folhas de *Archaeanthus linnenbergeri*, uma angiosperma do Cretáceo Médio. Fósseis como este nos permitem compreender quando evoluíram as angiospermas e qual pode ter sido a aparência de alguns dos primeiros integrantes dessa linhagem. As cores foram adicionadas para auxiliar na delimitação das estruturas. (Fonte: Dilcher e Crane 1984; ilustração original de M. Rohn.)

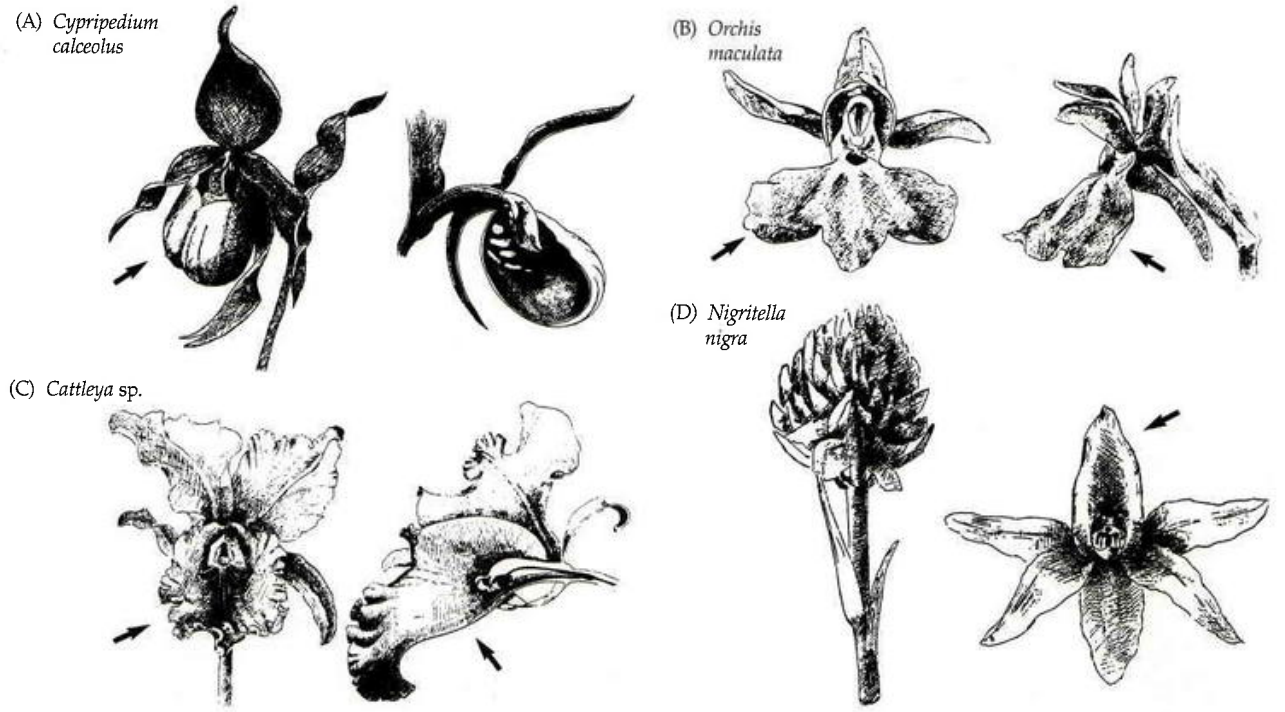


FIGURA 6.4 Variações no labelo das orquídeas. Apesar das diferenças em tamanho, formato e cor, acredita-se que o labelo das orquídeas deriva de uma única estrutura presente no ancestral comum delas. As diferenças entre os labelos (setas) estão relacionadas com diferentes adaptações para a polinização. Em A-C a orquídea é apresentada em vista frontal (esquerda) e em secção longitudinal (direita). (A) O labelo fortemente côncavo de *Cypripedium calceolus* retém por um breve período de tempo as abelhas do gênero *Andrena* que polinizam esta orquídea. Para sair, as abelhas são forçadas a polinizar a flor, pois a única via possível de saída faz com que os insetos esbarrem na superfície estigmática e no pólen. (B) O labelo 3-lobado de *Orchis maculata* atrai abelhas (e às vezes moscas) e as orienta em direção ao nectário em forma de esporão; os insetos polinizam a flor enquanto tentam coletar néctar. (C) O grande labelo de *Cattleya* sp. funciona de modo semelhante ao do labelo de *Orchis*, mas atrai polinizadores diferentes (grandes mamangavas). Em *Cattleya* não encontramos um nectário tipo esporão, mas uma cavidade nectarífera inserida dentro do ovário. (D) O labelo de *Nigritella nigra* (à esquerda, a inflorescência; à direita, uma flor em vista frontal) é quase idêntico às demais peças florais e não é atrativo para os polinizadores; os polinizadores (borboletas) são atraídos pelos densos agregados de flores, como um todo. Além disso, diferente das flores em A-C, a flor não é ressupinada (labelo para baixo). Estas flores estão especializadas para a polinização por borboletas e o acesso ao nectário é muito estreito para as peças bucais de outros tipos de insetos. (Fonte: Faegri e van der Pijl 1979.)

O DNA constitui o genótipo de todos os organismos. A informação genética é codificada no DNA na forma de uma seqüência de nucleotídeos, constituindo um código que é praticamente universal a todos os organismos vivos. O **fenótipo** (o conjunto de caracteres observáveis em um organismo) é o produto da interação entre o genótipo e o meio-ambiente.

As principais mudanças genéticas são freqüentemente evidenciadas pelo fenótipo. A pétala mediana e especializada (labelo) das orquídeas, por exemplo, varia em cor, tamanho e formato entre espécies diferentes (Figura 6.4). Apesar das diferenças, a origem de todas estas estruturas remonta a uma estrutura ancestral em comum, e as diferenças atualmente observadas decorrem de milhões de anos de evolução. Os labelos das orquídeas apresentam então uma semelhança fundamental, pois partilham da mesma história evolutiva; em outras palavras, são homólogos.

Muitas das diferenças que separam os organismos entre si afetam sua habilidade para sobreviver e se reproduzir. Esta habilidade é denominada **aptidão** e está relacionada com o conceito de adaptação, uma forte correspondência entre os organismos e o ambiente que habitam. Variações no formato, na cor e no tamanho das flores são adaptações para atrair, manipular e recompensar diferentes espécies de aves, morcegos, abelhas, mariposas e outros insetos polinizadores (ver Capítulo 4). Flores polinizadas por morcegos, por exemplo, são facilmente acessíveis, esbranquiçadas e fáceis de localizar no escuro e também produzem grandes quantidades de néctar (Figura 6.5; ver também Tabela 4.1).

Outro marcante exemplo de adaptação é o nectário da orquídea *Angraecum sesquipedale* do Madagascar. O epíteto específico refere-se ao comprimento do nectário: *sesqui* significa "um e meio" e *pedale* significa "pé" (uma unidade de medida anglo-saxã, cerca de 33 cm de comprimento). Na verdade, o nectário atinge cerca de 30 cm, e não os 45 cm que o epíteto específico sugere. Os polinizadores desta orquídea não eram conhecidos no tempo de Darwin, mas ele hipotetizou que deveriam ser mariposas cuja probóscide fosse suficientemente comprida para atingir o fundo do nectário. Mais tarde, uma mariposa com estas características foi descoberta.

Uma última linha de evidência a favor da evolução é a grande variação geográfica dentro dos grupos de organismos. Numerosos estudos documentam padrões de variação

FIGURA 6.5 O morcego *Leptonycteris curasoae* utiliza sua língua extensível para beber néctar nas flores do saguaro (*Carnegia gigantea*), polinizando-as durante este processo. O tamanho, a cor esbranquiçada e o período noturno de antese das flores são claras adaptações para a polinização por morcegos. Os morcegos não são capazes de pairar, como os beija-flores, mas bebem rapidamente nas flores e pousam na vegetação, voltando às flores até esgotar o néctar. Raramente os morcegos se machucam com os longos espinhos dos cactos.

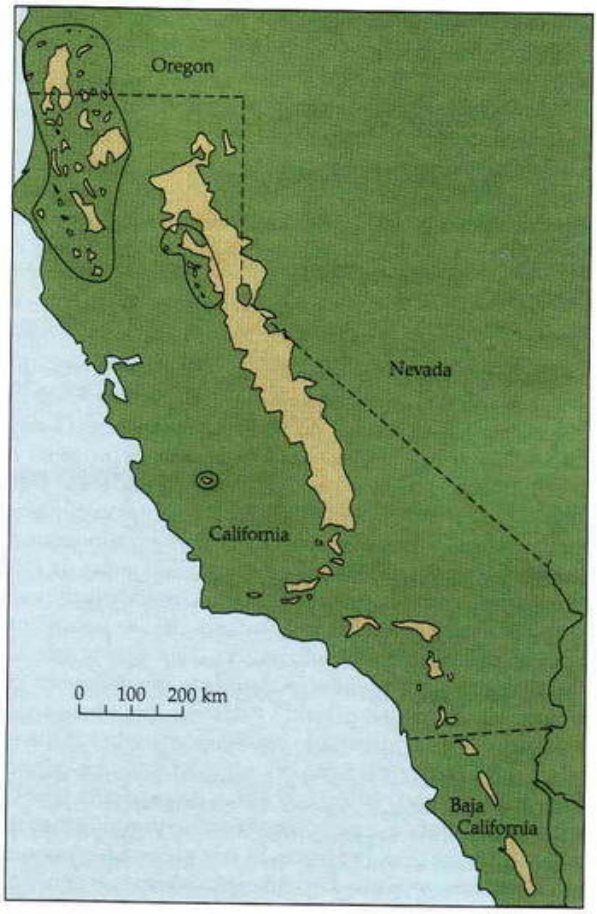


FIGURA 6.6 A distribuição global de *Pinus jeffreyi*, com a distribuição dos ecótipos de solos serpentínicos do norte da Califórnia e sudoeste do Oregon em destaque. (Fonte: Furnier e Adams 1986.)

em plantas – morfológicos, ecológicos, fenológicos e genéticos – que coincidem com a variação de variáveis geográficas ou abióticas. O pinheiro de Jeffrey (*Pinus jeffreyi*), uma árvore das regiões montanas do sudoeste de Oregon até o México, ilustra este tipo de padrão (Furnier e Adams 1986). A espécie mantém uma alta diversidade genética, como a maioria das coníferas, com exceção das populações que ocorrem em solos serpentínicos (Figura 6.6). Estes solos são muito inférteis e diferem substancialmente dos outros, propiciando o surgimento de **ecótipos** (populações especializadas para determinadas condições ecológicas) adaptados a solos serpentínicos. Ecótipos diferentes apresentam genótipos diferentes. Os ecótipos de solos serpentínicos do pinheiro de Jeffrey apresentam menor diversidade genética do que populações de solos mais férteis, devido talvez à intensa seleção natural favorecendo genótipos mais tolerantes a condições de solo mais rigorosas.

A evolução é freqüentemente considerada em dois níveis. Até o momento, nossa discussão se focou nas mudanças dentro das espécies. Por exemplo, um indivíduo pode carregar uma mutação (que seja herdável) que lhe confira uma defesa química mais eficiente contra a herbivoria. Este indivíduo poderá assim produzir mais descendentes em relação a outros indivíduos da população, o que aumentará a freqüência de ocorrência dessa mutação dentro da população (e talvez em outras populações, através de fluxo gênico). O acúmulo de mudanças desse tipo em uma linhagem é denominada **anagênese.** Mudanças que promovem a formação de novas espécies pela separação de uma linhagem em duas (**cladogênese**) são de especial interesse para os sistematas.

A variação em populações e espécies vegetais

Fontes de variação

Mutações e recombinação gênica são as principais fontes de variação dentro de populações e espécies vegetais e constituem a matéria prima da seleção natural e da deriva gênica. **Mutação** envolve alterações no DNA, sejam mudanças isoladas nas bases (mutações pontuais; Figura 6.7) até inserções, duplicações, deleções e inversões de partes de um cromossomo, ganho ou perda de cromossomos inteiros e, finalmente, mudanças no genoma por inteiro (o complemento cromossômico completo no núcleo celular).

FIGURA 6.7 Mutações pontuais no DNA são uma das fontes da variação gênica.

O grau no qual uma mutação se espalha dentro de uma população ou uma espécie varia muito dependendo da importância da região afetada do DNA do organismo. O efeito pode ser letal (quando é afetada a expressão de um gene essencial), neutral (quando não apresenta efeitos na sobrevivência do organismo), ou seletivamente vantajoso (quando novos arranjos cromossômicos dos genes promovem uma expressão gênica coordenada benéfica). Seqüências de DNA que codificam componentes essenciais do metabolismo celular são altamente **conservadas,** variando muito pouco entre grupos de organismos. De outro modo, DNA sem função clara no funcionamento celular pode mutar livremente, o que acontece regularmente, gerando variações que podem diferenciar grupos de organismos proximamente relacionados.

Um dos tipos de mutação mais importantes é a duplicação de genes, que cria cópias adicionais de genes que, por sua vez, podem mutar em genes novos (ou em pseudogenes não funcionais). Uma grande proporção dos genes aparentemente se originou em eventos de duplicação gênica. Os genes das globulinas, cujos produtos são essenciais para o transporte do oxigênio no sangue, se diversificaram em decorrência de muitos eventos de duplicação, sendo que, mesmo nas plantas, estes genes se duplicaram e divergiram. A leghemoglobina se une ao oxigênio e cumpre uma função muito importante na fixação de nitrogênio nas leguminosas e outros grupos de plantas, e a plastocianina (outra globulina) é um pigmento fotossintético.

As maiores mutações são eventos de aneuploidia e poliploidia (ver Capítulo 4). A aneuploidia é recorrente em alguns grupos de plantas, mesmo quando a perda de material genético essencial ou o excesso de certos genes em decorrência de aneuploidia podem ser muito prejudiciais. No grande gênero *Carex* (Cyperaceae), por exemplo, o número cromossômico haplóide varia entre 6 e 56, e todos os números entre 12 e 43 são encontrados em pelo menos uma espécie do gênero. Nos gêneros *Poa* (Poaceae) e *Salix* (Salicaceae) também são encontradas grandes variações no número cromossômico ou séries aneuplóides. A poliploidia promove a duplicação de genes e, portanto, uma maior diversidade genética, sobre a qual a seleção natural pode atuar. A poliploidia é freqüente e evolutivamente importante em plantas e é discutida em detalhes nas páginas 140-143.

A **recombinação gênica** envolve a segregação de genes que ocorre principalmente durante a meiose, o tipo de divisão celular que origina os esporos. Os cromossomos ocorrem aos pares, sendo que cada um deriva de um parental (Figura 6.8A) e apresenta os mesmos genes na mesma ordem. Durante a meiose, estes pares homólogos de cromossomos se alinham e rotineiramente trocam segmentos cromossômicos, de modo que os genes são rearranjados. Assim, ao invés de apresentar apenas material genético de um dos parentais, devido ao intercâmbio recíproco ou ***crossing-over***, os cromossomos homólogos acabam apresentando uma mistura dos genes dos parentais (Figura 6.8B).

Durante a meiose, os genes também são recombinados por meio da **distribuição independente** dos cromossomos. Após o alinhamento na meiose, os homólogos se separam na produção dos esporos (Figura 6.8C). O homólogo paterno (ou materno) de um par poderá terminar em um esporo junto com o homólogo paterno ou materno de qualquer outro par. Um organismo com 10 pares de cromossomos (como o milho, *Zea mays*) pode produzir 210 (ou 1.024) esporos geneticamente diferentes e 10.242 (ou 1.048.576) zigotos geneticamente diferentes apenas pela distribuição independente dos cromossomos.

A recombinação é uma importante fonte de variação. Aumenta à medida que aumenta o número de *crossing-over* e o número cromossômico, e é afetada pelo tamanho da população, pelo sistema reprodutivo, pela dispersão do pólen e sementes, bem como por outros fatores. A recombinação é responsável por grande parte da variação observada dentro de populações naturais e até mesmo dentro da progênie de um único evento reprodutivo.

A variação também é afetada pelo fluxo gênico, que pode introduzir novo material gênico em uma população, e pela **deriva gênica,** a fixação ao acaso de genes em populações pequenas. Para entender como opera a deriva gênica, consideremos uma população hipotética de 10 plantas de roseiras cuja cor floral é controlada por um gene com duas formas (alelos). Um destes alelos codifica a cor vermelha e o designamos com a letra *V*, o outro codifica a cor branca e o denominamos *B*. Cada planta carrega dois alelos (um provindo de cada parental). Indivíduos com dois alelos *V* (*VV*) apresentam flores vermelhas. Indivíduos com genótipos *BB* apresentam flores brancas. Os indivíduos com genótipos *VB* apresentam flores róseas. Consideremos que as três cores sejam adaptativamente iguais. Das 10 plantas na população, 9 apresentam flores vermelhas e uma apresenta flores róseas. Há um total de 20 alelos nesta população, 19 deles são *V* e 1 deles é *B*. Assim, a freqüência do alelo *V* é 95% e do alelo *B* é apenas 5%.

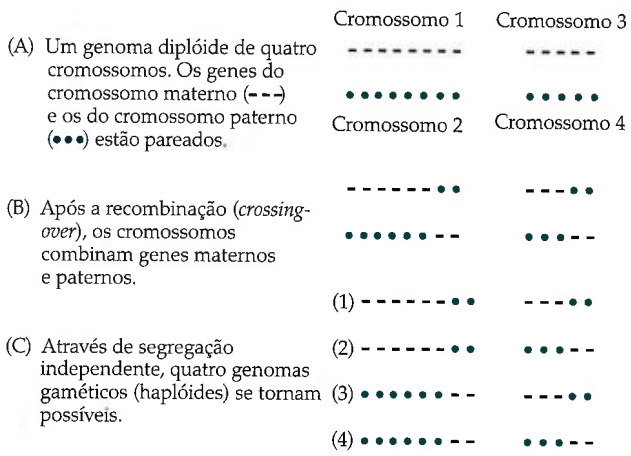


FIGURA 6.8 A recombinação genética entre cromossomos homólogos é a fonte primária da variação genética.

Consideremos as possibilidades reprodutivas entre estes indivíduos. As rosas vermelhas produzem gametófitos cujos gametas carregam o alelo *V*; a única rosa rosada produz gametófitos cujos gametas carregam os alelos *V* ou *B*. O alelo *B* poderá não participar em nenhum evento de fertilização em uma geração e ser então perdido na população. Assim, o alelo *V* será o único alelo na população. A probabilidade da perda do alelo *B* é de 95%, e tal perda poderá representar uma mudança genética promovida pelo acaso, e não pela seleção natural.

A variação individual é extensiva em praticamente todos os grupos de plantas e é discutida em detalhes por Briggs e Walters (1997). A seguir, veremos como a variação individual se distribui espacialmente e como esta variação é estruturada em grupos taxonômicos.

Padrões locais e geográficos de variação

O ponto de partida para estudar a variação espacial são as populações. Uma **população** é um grupo de indivíduos de uma espécie ocupando uma região geográfica mais ou menos definida e interagindo reprodutivamente entre si. No entanto, as populações são difíceis de caracterizar. Variam de um a milhões de indivíduos e podem persistir por menos de um a milhares de anos. Podem consistir na progênie de um único indivíduo ou ser regularmente alimentadas por imigrantes. Estas variações na sua história, junto com diferentes níveis de diversidade gênica, denotam que as populações podem variar enormemente no nível genético.

A distribuição espacial pode ser mais ou menos contínua, formando uma **clina,** como acontece com a contínua redução de altura nas árvores desde a base até o ápice de uma montanha. As plantas normalmente variam de modo descontínuo no ambiente. *Abies concolor* (Pinaceae), uma conífera de regiões montanhosas do oeste dos Estados Unidos e norte do México, apresenta marcadas descontinuidades geográficas: as populações do Norte da Califórnia apresentam gravetos pilosos e folhas truncadas; as populações da Baixa Califórnia apresentam folhas curtas e espessas; um grupo de populações em Utah apresenta folhas ainda menores e um perfil químico diferente de populações morfologicamente semelhantes do Colorado e norte do Novo México; e populações do sul do Novo México e Arizona são quimicamente semelhantes com populações do Colorado, mas morfologicamente semelhantes com populações do sul da Califórnia.

Padrões de variação geográfica cobrindo extensas regiões do globo ocorrem em muitos grupos de plantas. Uma das causas desses padrões é a deriva continental que separa os continentes em partes e separa os *taxa* em grupos geograficamente isolados, com potencial para se diversificarem. Um exemplo bem conhecido desse fenômeno, denominado **vicariância,** é fornecido pelo gênero *Nothofagus* (Nothofagaceae). Existem cerca de 35 espécies desse gênero, que crescem no sul da América do Sul, Austrália, Nova Zelândia, Nova Caledônia e Nova Guiné. Este gênero está representado por fósseis nestas regiões e na Antártica, mas não há fósseis desse grupo em nenhuma outra região do globo. Todas estas regiões fizeram parte de um antigo supercontinente, a Gondwana do Leste, que a deriva continental começou a separar cerca de 80 milhões de anos atrás. O gênero consiste em quatro clados que correspondem a subgêneros. O subgênero *Brassospora*, que hoje cresce apenas na Nova Caledônia e Nova Guiné, é o grupo-irmão do subgênero *Nothofagus*, que cresce apenas na América do Sul. O padrão geográfico desses subgêneros aparentemente representa um exemplo de vicariância (Head 2006): o ancestral desses subgêneros cresceu na Gondwana do Leste e, após a segmentação desse supercontinente, os descendentes evoluíram nos dois subgêneros, com distribuições separadas.

Estudos cuidadosos da variação geográfica com freqüência evidenciam padrões como o antes explicado para *Abies concolor*. A documentação dos padrões de variação geográfica é um passo importante na compreensão da diversidade taxonômica.

Especiação

A variação natural em nível populacional e em nível acima das populações geralmente não é contínua, mas ocorre em unidades discretas, ou *taxa*. Claramente, a unidade taxonômica mais importante é a espécie, porque, com freqüência, uma espécie consiste no menor conjunto de populações claramente reconhecíveis. Compreender como se formam as espécies e como as reconhecemos tem sido um dos principais desafios para os sistematas.

A especiação pode ser definida como a separação permanente de dois ou mais conjuntos de populações, de modo que imigrantes de um desses conjuntos de populações estariam em desvantagem quando entrassem no outro sistema. Esta desvantagem poderia originar-se na falta de parceiros para os imigrantes, se os dois sistemas forem reprodutivamente isolados. Alternativamente, um imigrante poderia não competir adequadamente com os residentes no que tange a resistência a patógenos, doenças ou na interação com predadores ou na atração de polinizadores ou dispersores. A especiação pode decorrer tanto de mudanças adaptativas quanto de mudanças devidas ao acaso.

Um dos problemas do estudo da especiação é que esta pode ser um processo lento. Percebemos apenas momentos pontuais e inferimos um processo a partir de padrões. Por exemplo, em *Gillia* (Polemoniaceae), algumas espécies do Sudoeste da América do Norte contêm conjuntos de populações que têm sido consideradas **raças** geográficas. Estas raças diferem morfologicamente, mas com freqüência crescem conjuntamente e reproduzem entre si, gerando indivíduos morfologicamente intermediários. Subespécies apresentam menor sobreposição geográfica do que as raças, mas ainda ocorre a reprodução entre elas. Espécies de *Gillia* apresentam diferenças mais pronunciadas e menor tendência a se reproduzirem entre si. Destes padrões de raças, subespécies e espécies, foi inferido que a especiação envolve um processo gradual de divergência e bloqueio do fluxo gênico.

Esta divergência gradual através dos passos intermediários representados por raças, subespécies e, finalmente, espécies completamente separadas é a visão tradicional da especiação. De acordo com este ponto de vista, o isolamento geográfico é necessário para prevenir o fluxo gênico e permitir a divergência entre conjuntos de populações. Esta forma de especiação é chamada de **alopátrica,** ou **especiação geográfica.**

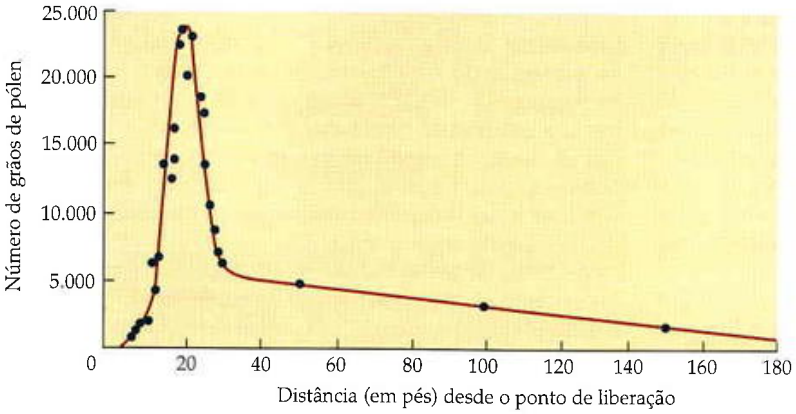


FIGURA 6.9 Distribuição de chuva de pólen a partir da sua fonte; a maior parte dos grãos de pólen cai próximo da planta que os produz. (Modificada de Grant 1981.)

Alguns pesquisadores têm questionado o fato de raças, especialmente aquelas de distribuição ampla, se tornarem espécies consistentes (Levin 1993, 2000). Os dois mecanismos mais prováveis de transformação são o fluxo gênico e a seleção natural, sendo que esta última apresenta efeito uniforme ao longo da distribuição geográfica de uma raça. Genes são transportados através de grãos de pólen e sementes, sendo que a maioria destes atinge a proximidade dos parentais e diminui rapidamente em número à medida que aumenta a distância a partir dos parentais (Figura 6.9). Assim, o fluxo gênico é geralmente medido em metros (Figura 6.10) e raramente se estende até um quilômetro. Em geral, a difusão de genes ao longo de uma ampla distribuição pode requerer milhares de gerações. Ocasionalmente pólen e/ou sementes podem ser dispersos a grandes distâncias, e este fluxo gênico parece ser suficiente para permitir a difusão de alelos muito favoráveis (Rieseberg e Burke 2001, Rieseberg et al. 2003).

A seleção natural poderia direcionar populações diferentes de uma raça na mesma direção, mas apenas se elementos importantes do ambiente são muito semelhantes em diferentes pontos da distribuição geográfica do táxon. Dada à complexidade de fatores bióticos, físicos e climáticos, mudanças uniformes desse tipo parecem improváveis ao longo de uma ampla distribuição. A probabilidade de o acaso ter uma função no processo de especiação reduz ainda mais a possibilidade de especiação alopátrica. No entanto, está claro que a especiação alopátrica tem ocorrido com freqüência (Coyne e Orr 2004).

Outro possível modo de especiação não requer que o fluxo gênico seja extensivo ou que a seleção seja uniforme ao longo da distribuição de um táxon. Ao contrário, postula-se que a especiação aconteça com maior freqüência em populações locais ou metapopulações (agregados de muitas populações locais conectadas por fluxo gênico ocasional). Esta alternativa é denominada **especiação local,** ou modelo de especiação de isolamento periférico (Levin 1993).

Pequenas populações, nas margens da distribuição de uma espécie, estão sujeitas à deriva gênica e as condições ambientais nestes locais podem propiciar mudanças adaptativas. Estas mudanças aleatórias e/ou adaptativas podem ser suficientemente significativas para gerar uma nova linhagem (uma **neo-espécie**). Estas neo-espécies podem não conseguir espalhar-se e extinguir-se. Se elas conseguem espalhar-se, suas chances de sucesso dependerão de apresentarem ou não adaptações ecológicas únicas que lhes permitam evitar a competição com seus progenitores. A dispersão a partir da população local fundadora unifica as populações da neo-espécie através de uma ancestralidade em comum.

Tanto fatores ecológicos quanto mudanças genômicas podem ter grande importância na especiação (Levin 2000). Fatores ecológicos têm sido predominantes em alguns casos, como no das Campanulaceae havaianas. Como discutido no Capítulo 1, a diversificação evolutiva desse grupo aparentemente resultou de eventos de dispersão entre ilhas seguidos de numerosas e importantes mudanças ecológicas ao longo de gradientes de umidade ambiental. Apesar da diversidade morfológica e ecológica desse grupo, seus genomas não di-

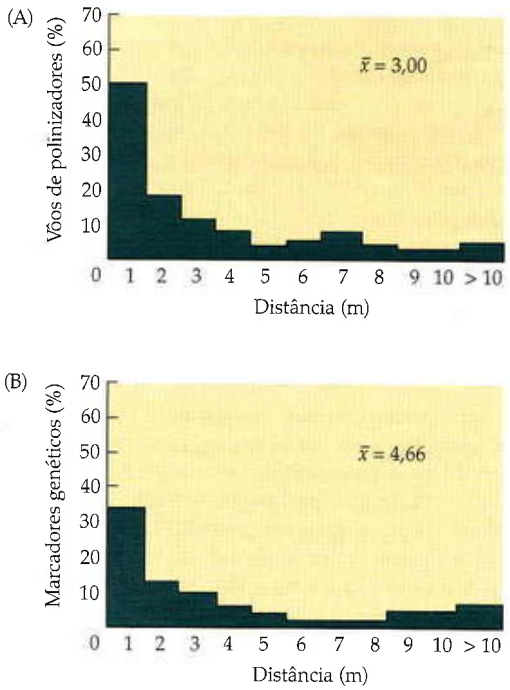


FIGURA 6.10 Fluxo gênico em espécies de *Phlox* (Polemoniaceae) polinizadas por animais. (A) As distâncias (em metros) que os polinizadores percorreram entre plantas. (B) As distâncias do fluxo gênico. A distância média é maior para o fluxo gênico do que para os polinizadores, devido à "recarga"; isto é, uma parte do pólen depositado pelos polinizadores é ainda adquirida por polinizadores que acessam as flores posteriormente e levada a outras flores. (Fonte: Levin 1981.)

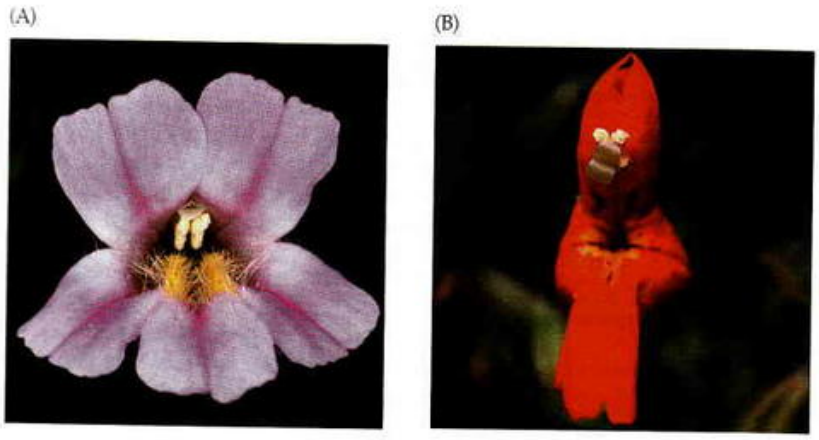


FIGURA 6.11 Flores de *Mimulus lewisii* e *M. cardinalis*. As flores de *M. lewisii* (A) estão adaptadas para a polinização por mamangavas *Bombus*, enquanto aquelas de *M. cardinalis* (B) são polinizadas por beija-flores. (Fonte: Schemske e Bradshaw 1999.)

vergiram o suficiente para impedir o fluxo gênico entre espécies e até entre gêneros (Carr 1995; Caraway et al. 2001). Em geral, arquipélagos como o das Ilhas Havaianas e as Canárias fornecem muitos exemplos de diversificação evolutiva que ilustram como a dispersão e a diversificação ecológica estão relacionadas (Baldwin et al. 1998).

Note-se que a separação geográfica não necessariamente resulta na perda de capacidade reprodutiva. Assim, as espécies *Platanus occidentalis* (Platanaceae), do leste da América do Norte, e *P. orientalis*, da região Mediterrânea, foram separadas geograficamente há milhões de anos e divergiram consideravelmente em caracteres morfológicos. No entanto, o híbrido artificial entre estas duas espécies é vigoroso, fértil e é freqüentemente cultivado como planta ornamental. Populações separadas por grandes distâncias ou por períodos consideráveis de tempo também podem ser morfologicamente muito semelhantes.

Sob circunstâncias especiais, a especiação pode acontecer sem isolamento geográfico, embora algum tipo de forte barreira que impeça o fluxo gênico seja necessária. Este tipo de especiação é denominado **especiação simpátrica** e ocorre comumente em plantas através de poliploidia, processo descrito nas páginas 140-143. Um exemplo de especiação simpátrica sem ocorrência de poliploidia é fornecido pelo gênero *Stephanomeria* (Asteraceae). Postula-se que uma espécie anual recente *S. malheurensis* tenha se originado recentemente dentro de uma população de *S. exigua* subsp. *coronaria*, em Oregon (Brauner e Gottlieb 1987). Existiam menos de 250 indivíduos dessa espécie recente quando ela foi descoberta, nas décadas de 1960 e início da década de 1970. Esta nova espécie e seu progenitor são geneticamente similares, mas diferem quantitativamente em caracteres morfológicos (p. ex., comprimento do aquênio). A espécie progenitora (*S. exigua* subsp. *coronaria*) não consegue autopolinizar-se, mas a espécie derivada (*S. malheurensis*) é predominantemente autógama, o que reduz o fluxo gênico entre ela e a espécie progenitora. Esta mudança para a autopolinização é governada por um gene, o que torna este evento de especiação um evento relativamente menor do ponto de vista genético. Diferenças cromossômicas estruturais entre ambas as espécies promovem a esterilidade entre elas, uma segunda barreira ao fluxo gênico.

Pode-se inferir que a especiação alopátrica precise de milhares ou até milhões de anos para ser completa (Coyne e Orr 2004). A especiação também pode ser rápida, seja através de poliploidia (discutida nas páginas 140-143) ou sem ela. Um exemplo de especiação rápida sem poliploidia envolve duas espécies do gênero *Mimulus* (Phrymaceae), nas quais a barreira que evita o fluxo gênico deve decorrer de diferenças na estrutura floral (Bradshaw et al. 1995). *Mimulus lewisii* e *M. cardinalis*, do oeste dos Estados Unidos, apresentam flores morfologicamente muito diferentes (Figura 6.11). As flores de *M. lewisii* são polinizadas por abelhas *Bombus*, suas pétalas são róseas com guias de néctar amarelas e contêm uma pequena quantidade de néctar concentrado. As flores de *M. cardinalis* estão adaptadas para a polinização por beija-flores; as flores são vermelho-brilhantes, com a corola estreita e néctar abundante. Apesar dessas diferenças marcantes, híbridos feitos artificialmente são vigorosos e férteis. No entanto, a hibridização natural entre estas duas espécies nunca foi documentada, mesmo quando ambos os *taxa* florescem no mesmo período. As diferenças na estrutura floral das espécies são controladas por genes de efeito aparentemente grande. Assim, o isolamento reprodutivo e, portanto, a especiação, poderiam ter sido atingidos muito rapidamente.

Manutenção da diversidade *versus* fluxo gênico

Barreiras que impedem o fluxo gênico entre espécies próximas são conhecidas como **barreiras de isolamento reprodutivo.** Considerando tais barreiras, no entanto, é importante lembrar que a natureza do fluxo gênico entre e dentro de espécies de plantas não é utilizado aqui como um critério taxonômico. O fluxo gênico ocorre entre indivíduos de muitas espécies diferentes e, ao mesmo tempo, não acontece entre populações geograficamente distantes de espécies com ampla distribuição, como acontece com *Phragmites australis*, que cresce em muitos continentes. O fluxo gênico entre plantas de continentes diferentes pode ser muito fraco (ou inexistente) e, mesmo assim, as plantas são globalmente muito semelhantes do ponto de vista morfológico, o que faz com que sejam consideradas integrantes de uma mesma espécie.

TABELA 6.1 Uma classificação das barreiras de isolamento reprodutivo nas plantas

Barreiras pré-reprodutivas	Barreiras pós-reprodutivas, pré-zigóticas	Barreiras pós-reprodutivas, pós-zigóticas
1. Temporais a. Sazonais b. Diurnas	5. Incompatibilidade a. Pólen-estilete	5. Incompatibilidade b. Semente
2. Hábitat		6. Inviabilidade do híbrido
3. Florais a. Comportamentais b. Estruturais		7. Isolamento floral do híbrido
4. Modalidade reprodutiva a. Autopolinização b. Agamospermia		8. Esterilidade do híbrido
		9. Esgotamento ou colapso do híbrido

Fonte: Levin 1971, 2000.

Classificação das barreiras de isolamento reprodutivo

A maioria das barreiras de isolamento previne a reprodução. O isolamento geográfico é freqüentemente considerado um mecanismo de isolamento reprodutivo, mas difere dos mecanismos que apresentaremos aqui, em que estes últimos atuam quando duas espécies ocorrem próximas entre si. O isolamento físico separa espécies, mas devemos ser cuidadosos e não dar a isso importância demais. Populações separadas por grandes distâncias, como as populações de *Fagus grandifolia* (Fagaceae), que ocorrem desde a Flórida até New Brunswick (Canadá), poderiam ser consideradas espécies separadas se o isolamento geográfico fosse o único critério para a definição de espécie. No entanto, populações no Canadá e na Flórida não diferem significativamente e são reconhecidas universalmente como integrantes de uma mesma espécie.

Com freqüência, grupos de populações dentro de uma espécie se adaptam a condições diferentes de clima ou solo. Assim, *Juniperus virginiana* (Cupressaceae) geralmente cresce em campos velhos e regiões montanas secas ao longo de grande parte do leste da América do Norte. No entanto, desde a Carolina do Norte até a região central da Flórida, esta espécie ocorre em dunas de areia e bancos de areia que costeiam rios. Este ecótipo não é reconhecido como uma espécie, assim como os ecótipos de solos serpentínicos do pinheiro de Jeffrey supracitados também não o são, visto que as diferenças ecológicas não são acompanhadas por diferenças morfológicas. No entanto, algumas espécies estão ecologicamente isoladas de espécies próximas. Exemplos são discutidos a seguir, na seção sobre isolamento de hábitat.

Barreiras de isolamento reprodutivo podem ser classificadas de acordo com o momento de ocorrência em relação à reprodução (Tabela 6.1): barreiras pré-reprodutivas (antes da polinização), pós-reprodutivas pré-zigóticas (após a polinização e antes da fertilização) e pós-reprodutivas pós-zigóticas (após a fertilização). Levin (2000) divide as barreiras de isolamento em um grupo ecológico, que corresponde ao grupo de barreiras pré-reprodutivas da Tabela 6.1, e um grupo genômico, que corresponde às duas colunas de isolamento pós-reprodutivo na Tabela 6.1. Tais agrupamentos permitem enfatizar que as espécies interagem com o ambiente (incluindo recursos, como os polinizadores) de modos diferentes, o que restringe sua capacidade de reproduzir-se, ao mesmo tempo em que é necessária a divergência genômica para existirem barreiras pós-reprodutivas.

Isolamento temporal Floradas em diferentes momentos do ano (Tabela 6.1:1a) são freqüentes em espécies próximas, tal como ocorre em *Phlox*, nas regiões leste e central de Illinois e com muitas espécies de carvalho que crescem juntas. Este isolamento também é efetivo em algumas espécies de *Salix*. Dentro das sete espécies que crescem em Ontário, há um grupo de florada precoce e outro de florada tardia (Figura 6.12). Hibridizações artificiais entre estes *taxa* são bem-sucedidas, mas parecem ser raras na natureza, mesmo quando tais espé-

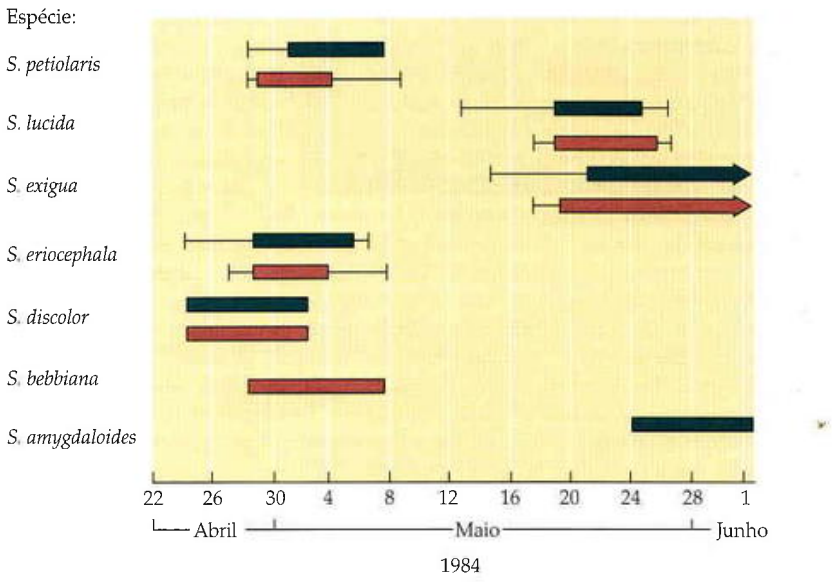


FIGURA 6.12 Períodos de florada de sete espécies de *Salix*. As datas médias de primeiro e último dia de florada são indicadas pelas barras espessas, as linhas indicam o período de florada como um todo. Para as espécies dióicas, as barras vermelhas indicam plantas estaminadas, e as azuis, plantas carpeladas. (Fonte: Mosseler e Papadopol 1989.)

cies crescem juntas e partilham o mesmo tipo de polinizador. Estas observações sugerem que o isolamento temporal deve ser efetivo, mesmo quando marcadores moleculares (que devem ser mais sensíveis ao fluxo gênico do que caracteres morfológicos) ainda não foram utilizados para tentar detectar eventos de hibridização. A hibridização entre as espécies de ambos os grupos também parece ser rara, o que sugere a existência de barreiras de isolamento pós-reprodutivo.

A floração em diferentes momentos do dia (isolamento diurno, Tabela 6.1: 1b) pode isolar efetivamente espécies que de outro modo hibridizariam. *Agrostis stolonifera* (Poaceae) floresce pela manhã e *A. tenuis* pela tarde. Condições de temperaturas incomuns podem promover uma florada simultânea de ambas as espécies e, portanto, eventos de hibridização.

Isolamento de hábitat Duas espécies podem estar reprodutivamente isoladas se ocuparem hábitats diferentes. A força deste tipo de barreira dependerá da distância entre os hábitats bem como da distância em que pode ocorrer polinização efetiva. Algum isolamento de hábitat ocorre entre espécies do gênero *Cypripedium* (Orchidaceae) que ocorrem em florestas e aquelas que ocorrem em pradarias. Outro exemplo envolve duas espécies de *Lyonia* (Ericaceae) que ocorrem no sudeste dos Estados Unidos. *Lyonia ferruginea* ocorre em florestas ou hábitats arbustivos e com solos bem drenados e *L. fruticosa* ocorre em florestas de pinheiros com solos mal drenados.

Isolamento floral Adaptações florais para atrair polinizadores diferentes previnem ou evitam o fluxo gênico entre muitas espécies. Estas adaptações se manifestam através da estrutura floral ou através de efeitos na conduta dos polinizadores.

O isolamento comportamental (Tabela 6.1: 3a) reflete a capacidade dos polinizadores para distinguir sinais florais, tais como cor, formato e perfume (ver seção sobre biologia da polinização no Capítulo 4). Abelhas são de longa data conhecidas por sua capacidade de reconhecer atributos florais: sua sensibilidade à fragrância das orquídeas, por exemplo, é a base de muitos exemplos marcantes de isolamento reprodutivo.

Algumas espécies muito próximas do gênero *Ophrys*, que crescem principalmente no Mediterrâneo, produzem fragrâncias florais diferentes que atraem machos de diferentes espécies de abelhas e vespas. Uma vez que os insetos pousam no labelo, o estímulo conjunto produzido pelas fragrâncias florais, pelo formato e pela textura da flor promove a conduta de cópula nos insetos (Figura 6.13). Tentando copular com a flor, o inseto poliniza a orquídea.

Outro aspecto do isolamento comportamental é a constância, isto é, um polinizador se restringe a uma espécie mesmo se outras estiverem disponíveis. Por exemplo, os Himenópteros que visitam uma espécie de *Ophrys* em particular tendem a visitar apenas esta espécie, o que evita a polinização entre espécies diferentes. Outro exemplo provém do gênero *Antirrhinum* (Plantaginaceae): *A. majus* e *A. glutinosum* são polinizados por abelhas, mas estas se limitam a uma espécie durante um vôo de forrageamento, mesmo em locais onde ocorrem ambas as espécies. Sementes desses locais produzem poucos híbridos, mesmo quando ambas as espécies são interférteis.

Duas espécies de *Fuchsia* (Onagraceae) apresentam um tipo de isolamento conhecido como isolamento estrutural (Tabela 6.1: 3b). Quando alopátricas, *F. parviflora* e *F. enciliandra* subsp. *enciliandra* apresentam flores de tamanhos similares, polinizadas por abelhas e beija-flores. As pétalas da primeira espécie são vermelhas e as da segunda são brancas ou rosadas. Quando as duas espécies se sobrepõem, no entanto, suas flores divergem dramaticamente: as pétalas de *F. parviflora* são brancas, o hipanto é mais curto e largo, o que favorece a polinização por abelhas. Plantas de *F. enciliandra* na área de simpatria apresentam flores vermelhas com hipanto mais longo e estreito, o que as torna mais atrativas para beija-flores. Devido a inexistência de híbridos entre estas duas espécies, acredita-se que estas mudanças florais sejam adaptações para reduzir a competição pelos polinizadores. Tais casos de

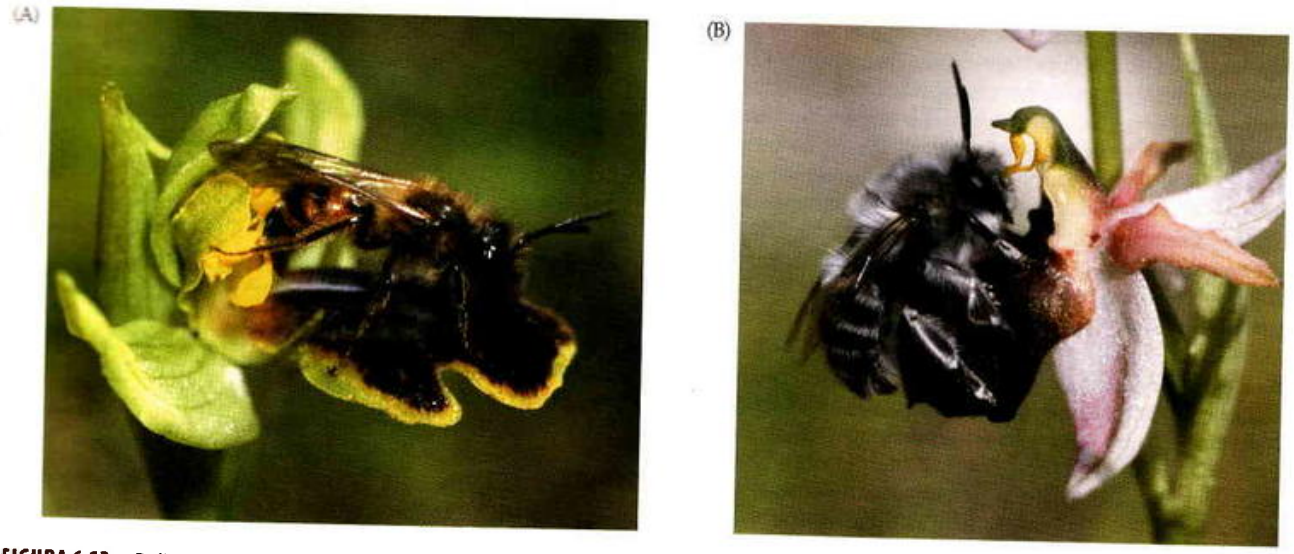


FIGURA 6.13 Polinização em orquídeas do gênero *Ophrys* por meio de pseudocópula. (A) Um zangão de *Andrena* tenta copular com o labelo de uma flor de *O. creticola* e, no processo, adere os polinários no extremo do abdome. (B) Um zangão de *Antophora erschowi* tentando copular com o labelo de *O. elegans* adere polinários na cabeça. (Fotos, cortesia de Helmut Presser.)

Caráter	*A. formosa*	*A. pubescens*
Posição da flor	Pêndula	Ereta
Cor da flor	Vermelha	Pálida
Comprimento do esporão	10–17 mm	29–37 mm
Comprimento da pétala	2–4 mm	9–12 mm

FIGURA 6.14 Flores de *Aquilegia formosa* e *A. pubescens*. Enquanto as flores de *A. formosa* são pêndulas, vermelhas, apresentam esporões curtos (10-17 mm) e são polinizadas por beija-flores, as flores de *A. pubescens* são eretas, pálidas, com esporões longos (29-37 mm) e apresentam atributos para a polinização por mariposas Sphingidae. (Modificada de Arnold 1997; fotos, cortesia de Scott Hodges.)

divergência envolvendo espécies em simpatria são denominados **deslocamento de caracteres.**

Beija-flores estão também envolvidos em um caso bem estudado de isolamento floral em *Aquilegia* (Ranunculaceae). As flores de *A. formosa* são pêndulas, vermelhas, providas de nectários curtos (Figura 6.14) e são polinizadas por beija-flores. *Aquilegia pubescens* apresenta flores amarelo-pálidas a brancas, eretas, com nectários longos e são polinizadas por mariposas Sphingidae. As espécies normalmente crescem em altitudes diferentes. No entanto, quando ocorrem em conjunto, algum grau de hibridização acontece, o que provavelmente de deve a algum outro tipo de polinizador que visitaria ambas as espécies. No entanto, mesmo quando ocorre fluxo gênico, as principais diferenças morfológicas persistem. Estas observações sugerem que é importante para as espécies a manutenção das síndromes de polinização e que o isolamento floral é a principal barreira ao fluxo gênico entre elas.

No gênero *Asclepias* (Apocynaceae) observa-se um outro tipo de isolamento floral. Neste gênero, o pólen encontra-se aglutinado em políneas que são conduzidas inteiras ao estigma. O estigma apenas pode ser acessado através de 5 fendas. Assim, uma orientação precisa das políneas é necessária para uma efetiva polinização. Os tamanhos das políneas de espécies diferentes diferem o suficiente para impedir que uma polínea de uma espécie possa ser inserida na fenda estigmática de outra. Outro exemplo de isolamento floral envolvendo espécies do gênero *Mimulus* foi discutido na página 127.

Sistema reprodutivo A mudança de polinização cruzada para reprodução uniparental, seja por autofertilização (ou autogamia) ou por agamospermia, tem ocorrido em muitas plantas, criando uma barreira reprodutiva. A autogamia requer que a auto-incompatibilidade (cujo mecanismo é descrito no Capítulo 4) seja substituída por **autocompatibilidade.** A autogamia aparece associada com certas mudanças na estrutura floral, tais como a presença de pouca quantidade de pólen, corola e lobos da corola reduzidos, lobos estigmáticos reduzidos e anteras e estigmas dispostos próximos entre si. Flores autógamas não precisam investir em grandes quantidades de pólen ou em corolas bem desenvolvidas, pois não precisam atrair polinizadores.

A autocompatibilidade surgiu muitas vezes dentro de algumas linhagens, como exemplificado por estudos feitos no gênero *Linanthus* (Polemoniaceae). Uma filogenia molecular baseada em seqüências de ITS revelou que o que tem sido chamado de *L. bicolor* representa na verdade um clado que ocorre no sul da Califórnia, um segundo clado no norte da Califórnia e Oregon e um terceiro em Washington e na Columbia Britânica (Goodwillie 1999). Os três clados apresentam morfologia floral semelhante, incluindo caracteres próprios de plantas autógamas, o que levou a considerá-los integrantes de uma mesma espécie. No entanto, a variação em caracteres menos conspícuos (p. ex., tricomas do cálice) é consistente com a relação desses três clados com outras espécies, revelada por estudos moleculares. Isto confirma a perspectiva evidenciada nestes estudos moleculares, sustentando que *L. bicolor* é polifilética e que as semelhanças antes mencionadas são o produto de evolução convergente.

Uma hipótese para a evolução da autocompatibilidade é que ela promove a reprodução em circunstâncias nas quais a polinização cruzada é improvável. As plantas dos três clados de *L. bicolor* crescem em ambientes secos, com relativamente poucos polinizadores no período de floração. Os ancestrais dessas plantas devem ter respondido à ausência de polinizadores quando migraram para estes hábitats, adquirindo a autogamia.

Uma conseqüência da aquisição da autogamia é a redução ou eliminação do fluxo gênico. A perda da atratividade das flores para os polinizadores e a deposição passiva e precoce do pólen nos estigmas da mesma flor limitam as chances de polinização cruzada. Um caso bem documentado envolve gramíneas que desenvolveram tolerância a metais pesados, como o cobre, que contaminam o solo na periferia de minas (Antonovics et al. 1971). *Agrostis tenuis* e *Anthoxanthum odoratum* apresentam subpopulações tolerantes que crescem em solos contaminados. A autogamia nestas subpopulações limita o fluxo gênico com populações próximas não tolerantes à contaminação, o que dificulta a perda da tolerância.

A origem de *Stephanomeria malheurensis* por especiação simpátrica (descrita na página 127) foi promovida em parte pela aquisição de autocompatibilidade e autogamia. Muitas espécies eliminam a polinização cruzada por meio de produção de flores que se autopolinizam quando ainda fechadas (**cleistogamia**).

Uma mudança na modalidade reprodutiva de reprodução sexual para agamospermia (ver Capítulo 4) não leva a um completo isolamento, pois a maioria (talvez todas) das plantas agamospérmicas retêm algum grau de sexualidade. Além disso, mesmo quando muitas plantas agamospérmicas produzem sementes viáveis sem reprodução sexuada, são também capazes de produzir pólen viável através de meiose e reproduzir-se com outras espécies como doadoras de pólen. O Quadro 6B ilustra a hibridização entre uma espécie alógama, *Amelanchier bartramiana*, e uma espécie agamospérmica, *A. laevis*, com esta última espécie atuando como doadora de pólen na grande maioria dos híbridos. O fluxo gênico nes-

te caso é principalmente de *A. laevis* para *A. bartramiana*, e a agamospermia em *A. laevis* lhe confere certo isolamento reprodutivo em relação a *A. bartramiana*. A agamospermia, como a autopolinização, favorece a reprodução em circunstâncias desfavoráveis à polinização cruzada.

Incompatibilidade Se o pólen de uma espécie atinge o estigma de outra espécie, o estigma e o estilete desta última em geral não permitirão o crescimento do tubo polínico estranho em direção ao óvulo (Tabela 6.1: 5a). O estigma e o estilete das angiospermas atuam como crivas efetivas, permitindo que a planta receptora aceite ou não o pólen. Em alguns casos, como no milho, o pólen não germinará no estigma de um táxon próximo (*Tripsacum*, por exemplo), mas o cruzamento inverso (recíproco) é possível.

Um caso bem documentado da maior efetividade do pólen intra-específico provém do gênero *Haplopappus* (Asteraceae). Se o pólen de *H. torreyi* e *H. graniticus* são misturados e aplicados no estigma de *H. torreyi*, a progênie obtida é predominantemente não-híbrida. Se o pólen de *H. graniticus* é aplicado em *H. torreyi* e o pólen desta última espécie é aplicado 24 minutos depois, a produção de progênie não-híbrida é ainda favorecida. Se o intervalo de aplicação do pólen excede os 24 minutos, a progênie obtida será principalmente híbrida, mas um período de 1 ou 2 horas na aplicação do pólen das duas espécies será necessário para deter a produção de progênie não-híbrida.

O sucesso do pólen intra-específico *versus* interespecífo é também ilustrado por um notável experimento efetuado no gênero *Iris* (Iridaceae). Carney e colaboradores (1994) aplicaram misturas de pólen de *I. fulva* e *I. hexagona* em diferentes proporções no estigma de ambas as espécies e determinaram a proporção de sementes híbridas e não-híbridas. Os resultados mostraram que a produção de sementes decorria principalmente do pólen intra-específico, com exceção dos cruzamentos exclusivamente interespecíficos (Figura 6.15). O pólen intra-específico pode competir melhor com o de outra espécie porque os tubos polínicos crescem mais rapidamente no estilete correspondente. A hibridização acontece entre essas duas espécies de *Iris* e tem sido estudada intensivamente (ver Quadro 6D).

Mesmo após a formação de um embrião, este poderá não se tornar uma semente viável devido à incompatibilidade entre os genomas parentais do embrião ou entre o embrião híbrido e o endosperma maternal (Tabela 6.1: 5b). O híbrido entre *Primula elatior* e *P. veris* (Primulaceae) exemplifica este caso.

Inviabilidade do híbrido A inviabilidade do híbrido refere-se à incapacidade dos híbridos para desenvolver-se normalmente e atingir a maturidade reprodutiva (Tabela 6.1: 6), como no caso do cruzamento entre duas espécies de Papoula, *Papaver dubium* × *P. rhoeas* (Papaveraceae). Os requerimentos de hábitat do híbrido poderão ser diferentes daqueles dos parentais, e a inviabilidade do híbrido poderá estar relacionada com a ausência de um nicho ecológico apropriado. As diferenças nos hábitats das espécies de *Cypripedium* (ver página 129) são tão marcantes que o híbrido entre elas não está bem adaptado a nenhum desses hábitats e apresenta aptidão reduzida em relação aos parentais.

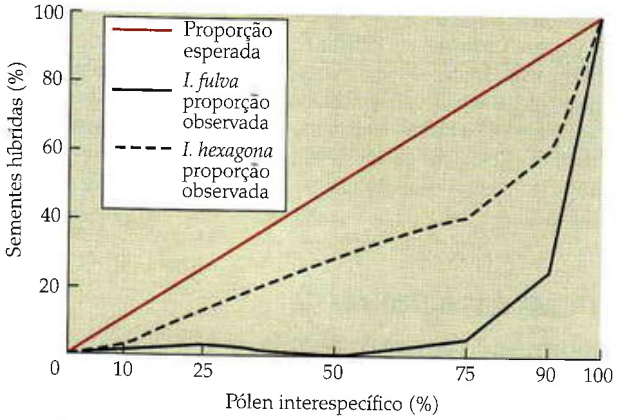


FIGURA 6.15 Porcentagem de sementes híbridas obtidas aplicando diferentes proporções de pólen intra-específico e interespecífico nos estigmas de flores de *Iris fulva* e *I. hexagona*. A linha vermelha sólida conectando os extremos do gráfico representa a porcentagem esperada de sementes híbridas, assumindo que não existe diferença entre os sucessos dos pólens intra e interespecíficos. (Fonte: Carney et al. 1994.)

Isolamento floral do híbrido O termo *isolamento floral do híbrido* (Tabela 6.1: 7) refere-se à ausência de polinizadores efetivos para um híbrido cujos parentais estão adaptados a polinizadores muito diferentes.

Esterilidade do híbrido Os híbridos podem ser perfeitamente viáveis, mas estéreis (Tabela 6.1: 8), se os seus cromossomos não conseguem parear-se durante a meiose porque os cromossomos dos parentais divergem em número ou apresentam diferenças suficientes para impedir o pareamento. O resultado disso serão gametas não funcionais. O cruzamento entre *Brassica oleracea* (brócolis) e *Raphanus sativus* (rabanete) produz o híbrido *Raphanobrassica*. A primeira geração do híbrido é vigorosa, mas os cromossomos dos dois parentais não se pareiam na meiose, e gametas funcionais não são formados.

Mooring (2001) encontrou esterilidade do híbrido extensiva nos indivíduos da primeira geração (F_1) de híbridos entre espécies do complexo *Eriophyllum lanatum* (Asteraceae). Nestes indivíduos estéreis de F_1, os cromossomos não conseguem parear-se apropriadamente durante a meiose e o pólen apresenta viabilidade reduzida. A progênie de F_1 entre híbridos de Campanulaceae havaianas apresenta também problemas durante a meiose e viabilidade polínica reduzida (Carr 1995). Neste caso, no entanto, os indivíduos de F_1 retêm uma fertilidade suficiente para reproduzir-se com um dos parentais, e a progênie deste segundo cruzamento pode apresentar uma fertilidade polínica muito maior.

Colapso do híbrido O *colapso do híbrido* refere-se a problemas que aparecem nos híbridos em gerações posteriores (Tabela 6.1: 9). A primeira geração de híbridos pode ser viável e fértil, mas indivíduos provindos de retrocruzamentos ou de gerações posteriores podem ser inviáveis ou estéreis. Por exemplo, o híbrido entre as gramíneas *Festuca rubra* e *Vulpia fasciculata* produz uma progênie reduzida e as plantas da F_2 são fracas e não florescem.

Uma combinação de mecanismos de isolamento pode atuar em conjunto ou um deles pode reforçar o outro. Em *Datura* (Solanaceae), por exemplo, a incompatibilidade pólen-estigma e a inviabilidade do híbrido previnem o fluxo gênico entre espécies. O fluxo gênico entre *Geum rivale* e *G. urbanum* (Rosaceae) é prevenido por isolamento temporal, comportamental, inviabilidade e colapso do híbrido (Tabela 6.1: 1a, 3a, 6 e 9).

Origem das barreiras de isolamento reprodutivo

Existem três possíveis origens para o isolamento reprodutivo. Na primeira, após duas espécies divergirem de um ancestral em comum, acumulam suficientes diferenças genéticas que freqüentemente diminuem as chances de reprodução bem-sucedida entre elas. Devemos, no entanto, lembrar que especiação nem sempre resulta em isolamento reprodutivo (ver exemplo da página 127).

Na segunda possível origem, o isolamento pré-reprodutivo pode ser o resultado da seleção natural contra o gasto inútil de gametas em cruzamentos mal-sucedidos com outras espécies. Para entender como a seleção natural poderia atuar contra a hibridização, consideremos dois indivíduos da mesma espécie. O pólen e os óvulos do primeiro indivíduo estão comprometidos por completo com a reprodução intraespecífica e nunca são utilizados em cruzamentos interespecíficos de resultados potencialmente menos bem-sucedidos. O segundo indivíduo utiliza parte do seu pólen e óvulos em cruzamentos interespecíficos que não são bem-sucedidos. O primeiro indivíduo terá uma progênie maior e este comportamento reprodutivo se tornará mais freqüente dentro da espécie.

Duas observações demonstram que a seleção contra a hibridização pode aumentar o isolamento reprodutivo. Primeiro, a remoção dos híbridos em plantações mistas de dois cultivares de milho resultou em uma marcada diminuição na sobreposição no período de florada, o que promove o isolamento temporal.

Em segundo lugar, duas espécies de *Phlox* – *P. cuspidata* e *P. drummondii* – ilustram a mudança de caracteres florais que contribuem para o isolamento floral quando ambas as espécies ocorrem próximas entre si. Estas duas espécies são completamente compatíveis entre si e os híbridos são vigorosos, mas em geral estéreis. Quando ambas as espécies crescem separadamente, apresentam flores de cor rósea. Quando crescem juntas, *P. drummondii* apresenta deslocamento de caracteres e produz flores vermelhas. Quando plantas de *P. drummondii* com flores rosadas e vermelhas são experimentalmente introduzidas em uma população de *P. cuspidata*, as borboletas polinizadoras tendem a visitar flores de uma cor durante o forrageamento (constância do polinizador). Como resultado, a progênie de plantas de *P. drummondii* com flores vermelhas apresenta menos híbridos do que aquela de indivíduos de flores rosadas (Tabela 6.2). O isolamento reprodutivo é também promovido por um aumento na autocompatibilidade em populações simpátricas de ambas as espécies.

Uma terceira possível origem para o isolamento reprodutivo envolve a seleção de barreiras pré-reprodutivas para reduzir a competição por polinizadores. Espécies próximas com freqüência apresentam flores semelhantes para atrair polinizadores similares. Não existindo suficientes polinizadores para atender duas espécies com adaptações semelhantes, a produção de sementes poderia ser reduzida. A floração em momentos diferentes e a atração de diferentes polinizadores podem aumentar a eficiência no uso de recursos limitados e, portanto, aumentar a aptidão de cada táxon.

TABELA 6.2 **Progênies de plantas de *P. drummondii* com flores vermelhas e rosadas crescendo junto com *P. cuspidata***

	Progênie	
Cor da flor	***P. Drummondii***	**Híbrido**
Vermelha	181 (87%)	27 (13%)
Rosada	86 (62%)	53 (38%)

Fonte: Levin 1985.

Hibridização e introgressão

Os mecanismos de isolamento reprodutivo não são sempre efetivos, e fluxo gênico entre espécies vegetais é comum (Rieseberg e Morefield 1995; Ellstrand et al. 1996; Arnold 1997). Estritamente falando, a hibridização é a reprodução entre indivíduos não-relacionados, mas o termo é principalmente utilizado em relação à reprodução entre espécies. Esta hibridização interespecífica é muito importante na evolução das plantas como fonte de novas combinações genéticas e como mecanismo de especiação. A hibridização pode também ser útil no cultivo de plantas como forma de inserir um atributo desejável que ocorre em uma planta silvestre ou cultivada dentro de outra espécie cultivada. O resultado pode ser um novo cultivar de interesse agronômico (tomates, morangos) ou horticultural (roseiras).

A hibridização é freqüentemente associada com alterações do hábitat (ver Quadro 6B). As adaptações ecológicas que isolam duas espécies podem ser derrubadas por distúrbios naturais (doenças, predadores, fogo natural em florestas, erosão, inundações ou atividade vulcânica) que criam hábitats apropriados para os híbridos. A redução da competição entre espécies que decorre de tais distúrbios favorece também o estabelecimento dos híbridos.

Acredita-se que alterações antrópicas na Europa e na América do Norte tenham promovido a extensiva hibridização e subseqüente complexidade morfológica em *Amelanchier* (Rosaceae) (Figura 6.16), *Crataegus* (Rosaceae), *Vaccinium* (Ericaceae) e *Rubus* (Rosaceae). Distúrbios naturais, como vulcanismo e erosão, favorecem a hibridização em numerosos grupos havaianos (Carr 1995).

A hibridização entre indivíduos de gêneros diferentes é incomum. É importante lembrar, no entanto, que os gêneros são categorias criadas pelo ser humano e que não existe um "limite" claro que separe gêneros. A hibridização inter-genérica ocorre naturalmente entre gêneros de Campanulaceae havaianas (Carr 1995) e entre muitos gêneros da tribo Pyreae (Rosaceae), tais como *Amelanchier*, *Crataeugus*, *Malus* (maçã), *Pyrus* (pêra), *Cotoneaster* e *Sorbus*. Na América do Norte, por exemplo, *Amelanchier* (com folhas simples) e *Sorbus* (com folhas pinado-compostas) às vezes hibridizam. A progênie des-

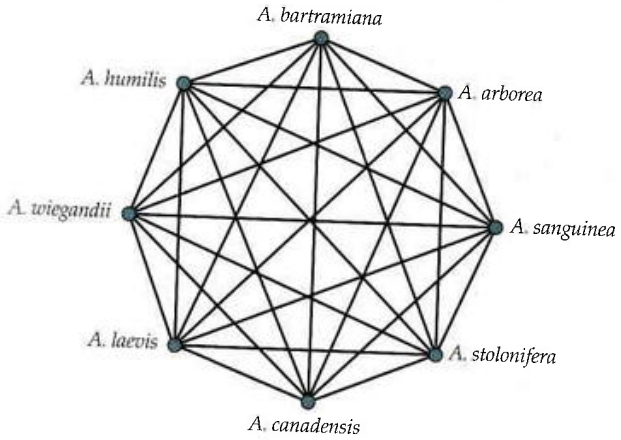


FIGURA 6.16 Hibridizações naturais documentadas entre oito espécies de *Amelanchier* no nordeste da América do Norte. (Fonte: Campbell e Wright 1996.)

ses gêneros tão diferentes morfologicamente é denominada × *Amelasorbus*. *Tritricale* é uma gramínea comercialmente importante que também tem uma origem híbrida intergenérica (*Tritricum* × *Secale*).

Freqüência da hibridização A hibridização é freqüente em plantas. Existem cerca de 70.000 híbridos naturais, de acordo com uma estimativa recente (Stace 1984), mas não são todos os grupos de plantas que hibridizam. Assim, em *Astragalus* (Fabaceae), um gênero de cerca de 2.500 espécies, não se conhecem exemplos de hibridização extensiva. Em contraste, a hibridização é um fato freqüente em espécies de alguns gêneros, e alguns exemplos são apresentados na Tabela 6.3 (e ver, p. ex., a Figura 6.16).

Algumas famílias grandes, tais como Apiaceae e Solanaceae, não são conhecidas por apresentar híbridos em regiões bem estudadas (Ellstrand et al. 1996). Gêneros nos quais a hibridização é freqüente tendem a ser perenes, alógamos, polinizados por insetos e apresentam alguma forma de reprodução assexual. A hibridização é suficientemente comum para ser uma das forças importantes que promovem a diversidade vegetal, criando complexos padrões de variação e, em alguns casos, dissipando as diferenças morfológicas entre espécies.

Conseqüências evolutivas da hibridização A hibridização apresenta cinco conseqüências potenciais (Rieseberg e Ellstrand 1993; Rieseberg e Wendel 1993; Arnold 1994, 1997): (1) reforço de mecanismos de isolamento reprodutivo, (2) formação de um complexo híbrido por meio da reprodução dos híbridos em uma localidade, (3) fusão entre duas espécies por meio de fluxo gênico interespecífico (introgressão), (4) criação de diversidade genética e adaptação e (5) evolução de novas espécies. A hibridização, portanto, pode manter a biodiversidade (conseqüências 1 e 2), destruí-la (3) ou criá-la (4 e 5).

As observações efetuadas no milho e *Phlox*, descritas na página 132, mostram que a seleção contra a hibridização pode tornar mais fortes os mecanismos de isolamento reprodutivo. A diversidade em áreas onde há sobreposição de espécies pode ser mantida desse modo. Numerosos casos de mudanças aparentes em mecanismos de isolamento pré-reprodutivo são provavelmente respostas à seleção contra a hibridização.

TABELA 6.3 Exemplos de grupos de plantas em que a hibridização é freqüente

Família	Gênero
Asteraceae	*Antennaria*, *Bidens* e *Helianthus* (girassol)
Betulaceae	*Betula*
Crupressaceae	*Juniperus*
Cyperaceae	*Carex*, *Scirpus*, *Schoenoplectus*
Fagaceae	*Quercus* (carvalhos)
Paeoniaceae	*Paeonia*
Pinaceae	*Pinus*, *Picea*
Poaceae	*Poa*
Aspleniaceae	*Asplenium*
Ranunculaceae	*Aquilegia*
Rosaceae	*Amelanchier* (Quadro 6B, Figura 6.16), *Crataegus*, *Geum*, *Potentilla*, *Rosa*, *Rubus* e *Sorbus*
Salicaceae	*Populus* e *Salix*

O cruzamento entre duas espécies seguido do retrocruzamento de híbridos com um dos parentais pode produzir um **complexo híbrido** (Figura 6.17A), quando o fluxo gênico se limita a um ou poucos locais onde as espécies crescem conjuntamente (ver Quadros 6B e 6C). A formação de complexos híbridos é às vezes referida como *introgressão local*.

Os híbridos podem apresentar maior aptidão do que as espécies parentais – um fenômeno bem conhecido, denominado **vigor híbrido (heterose)** – e pode estar bem adaptado para novos hábitats. A heterose é comum em numerosas hortaliças comercialmente importantes e é exemplificada pelas variedades muito produtivas de milho, tomates, abóboras e muitas outras espécies hoje amplamente cultivadas. Não está claro o quanto a heterose é importante para as espécies na natureza.

Introgressão, a incorporação permanente de genes de uma espécie em outra espécie, apresenta três possíveis conseqüências. Primeiro, pode promover a fusão de espécies diferentes. *Gilia capitata* representa um possível exemplo dessa situação por meio de um fluxo gênico extensivo (Grant 1963). Esta espécie consiste em oito raças localizadas na costa do Pacífico, na América do Norte. Três dessas raças são muito diferentes e poderiam ser reconhecidas como *taxa* diferentes, não fosse a existência de indivíduos intermediários produzidos pelo cruzamento entre elas. Acredita-se que estas raças tenham alcançado seu máximo nível de divergência no Plioceno (2 a 5 milhões de anos atrás). Mais tarde, o fluxo gênico entre elas determinou a formação de uma espécie com raças e variações contínuas.

Em segundo lugar, a introgressão pode transferir material genético entre espécies sem fusioná-las (Figura 6.17B; ver também o Quadro 6D), aumentando assim a diversidade genética das espécies que participam do processo.

Por último, a estabilização do processo de introgressão pode promover o surgimento de novas espécies (Figura 6.17C). A especiação híbrida pode ocorrer em indivíduos di-

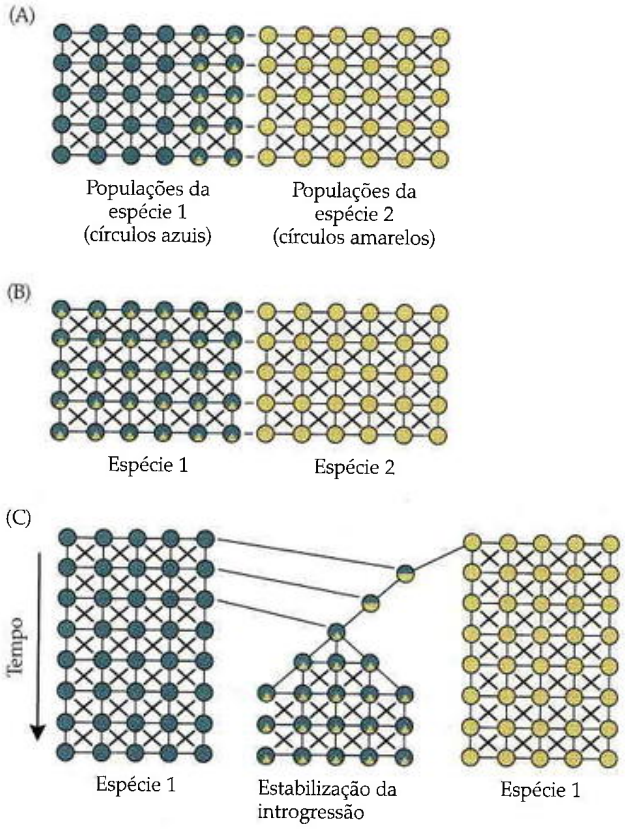


FIGURA 6.17 Introgressão local, introgressão dispersa e estabilização da introgressão. As linhas negras representam cruzamentos entre populações. (A) em um complexo híbrido (introgressão localizada), apenas alguns indivíduos das espécies participantes apresentam genes da outra, como aqui indicado pela presença de um pouco de cor amarela (designando a presença de genes da espécie 2) em algumas populações da espécie 1. (B) A existência de introgressão dispersa da espécie 2 para a espécie 1 é indicada pela presença de genes da espécie 2 (amarelo) em todas as populações da espécie 1. (C) A estabilização da introgressão. Um evento de hibridação é seguido primeiro pelo retrocruzamento com uma das espécies parentais e depois pela reprodução restrita apenas entre populações híbridas. (Fonte: Rieseberg e Wendel 1993, com autorização da Oxford University Press.)

plóides, mas é mais freqüentemente associada com aumentos de ploidia. A especiação diplóide é discutida nas páginas 137-138 e a especiação promovida por poliploidia é discutida nas páginas 140-143.

Evidências de hibridização Em termos de caracteres quantitativamente herdáveis, os indivíduos de $\mathbf{F_1}$ (primeira geração filial ou de híbridos) tendem a ser intermediários entre os parentais, embora existam muitas exceções a esta regra (Hardig et al. 2000; Schwarzbach et al. 2001). As dimensões de muitas partes das plantas – tais como a altura do caule, comprimento foliar, comprimento das pétalas e diâmetro do fruto – são herdadas do modo quantitativo (i.e., regulado por muitos genes) e controladas por muitos genes, sendo que cada um deles faz uma contribuição parcial à expressão fenotípica.

Consideremos um exemplo hipotético de hibridização entre um arbusto de menos de 2 m de altura e uma árvore que geralmente excede os 15 m de altura. Este híbrido hipotético receberá muitos genes que codificam para um caule curto provindos do parental arbustivo e muitos genes que codificam para caules altos provindos do parental arbóreo. A F_1 deveria então apresentar caules de altura intermediária. A Quadro 6B descreve um exemplo de uma F_1 intermediária no gênero *Amelanchier*.

A condição intermediária da F_1 se expressa nos atributos morfológicos, químicos e ecológicos, bem como de outros modos, dependendo dos caracteres examinados. Caracteres governados por um ou poucos genes não se apresentam como intermediários na F_1 (Rieseberg 1995). Pelo contrário, nos híbridos encontraremos estados de caracteres dos parentais, novos ou extremos. Por exemplo, *Amelanchier bartramiana* é alógama, *A. laevis* produz sementes em geral de modo assexual e o híbrido entre elas (*A.* × *neglecta*) é fortemente assexual. Acredita-se que a produção assexual de sementes em *Amelanchier* seja controlada por um ou uns poucos genes dominantes.

Aparentemente, a expressão de caracteres químicos e moleculares nos híbridos é mais previsível se comparada com a expressão de caracteres morfológicos. No caso das seqüências de DNA nuclear, os indivíduos da F_1 apresentam seqüências de ambos parentais, no que é denominado um padrão aditivo. Em contraste, marcadores moleculares herdados de um único parental, tais como marcadores de DNA de cloroplasto, não apresentam padrões aditivos.

Caracteres morfológicos têm fornecido as principais evidências de hibridização em centenas de estudos. Como veremos a seguir, muitos outros fatores além da hibridização podem resultar em caracteres particulares com padrões semelhantes à expressão intermediária de uma F_1. Além disso, se um caráter apresenta suficiente variação natural, então a F_1 pode não ser intermediária entre ambos os parentais.

A utilização de numerosos caracteres morfológicos para o estudo da hibridização evita estas dificuldades e aumenta a precisão das análises. Contudo, com um grande número de caracteres, torna-se difícil a interpretação simultânea de todas as variações. No entanto, uma área da estatística – a análise multivariada – foi desenvolvida pelo geneticista R. A. Fisher com o propósito de analisar a hibridização no gênero *Iris*. A análise de grandes conjuntos de caracteres morfológicos quantitativos é descrita na Quadro 6C.

Uma documentação cuidadosa da ocorrência de indivíduos de uma F_1 deveria verificar se há uma proporção estatisticamente significativa de estados de caracteres intermediários (Wilson 1992) para numerosos caracteres e deveria utilizar conjuntos independentes de caracteres (tais como morfologia, química e caracteres moleculares; ver Quadros 6B e 6D). Caracteres correlacionados ou geneticamente ligados deveriam ser desconsiderados, pois contêm menos informação do que aqueles independentes e não-ligados.

Outros processos além da hibridização podem gerar um padrão semelhante ao padrão de uma F_1 híbrida. Um estado de caráter pode apresentar-se intermediário devido à mutação, à plasticidade fenotípica ou a uma tendência evolutiva. Assim, por exemplo, o táxon B na Figura 6.19 é in-

QUADRO 6B Hibridização em Amelanchier

Amelanchier bartramiana e *A. laevis* geralmente crescem juntas e hibridizam ao longo de grande parte do nordeste da América do Norte. A primeira espécie geralmente cresce em florestas temperadas e preservadas ou em brejos, e *A. laevis* prefere hábitats nos primeiros estágios sucessionais, tais como beiras de estradas, áreas recentemente queimadas, áreas desflorestadas e campos. A criação de uma estrada ou a formação de uma clareira em regiões onde cresce *A. bartramiana* cria as condições que favorecem o estabelecimento de *A. laevis* e a conseqüente hibridização entre as duas espécies. O híbrido entre as duas espécies é denominado *A.* × *neglecta*. O símbolo "×" indica que se trata de um híbrido.

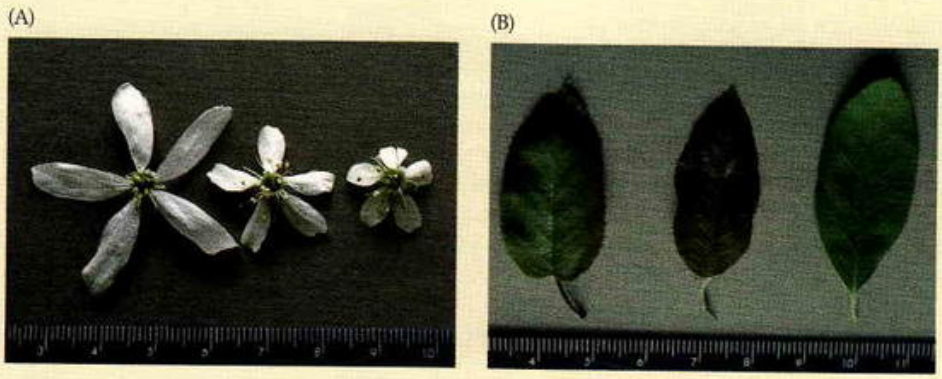


FIGURA 6.18 Da esquerda para a direita: flores (A) e flores (B) de *Amelanchier laevis*, *A.* × *neglecta* e *A. bartramiana*. Observe a condição intermediária de *A.* × *neglecta* em relação ao comprimento das pétalas, formato da base foliar e comprimento dos pecíolos. A escala está em milímetros.

Ambas as espécies diferem marcadamente em caracteres florais e foliares. *A. bartramiana* apresenta pecíolos curtos, base foliar reta e pétalas curtas. *Amelanchier laevis* apresenta pecíolos mais longos, base foliar cordiforme e pétalas mais compridas. *A.* × *neglecta* apresenta todos estes caracteres em condição intermediária (Figura 6.18).

Um estudo sobre a hibridização em uma localidade (Weber e Campbell 1989) demonstrou que a maior parte dos híbridos apresenta sete caracteres que separam as duas espécies em condição intermediária (ver Figura 6.19a, no Quadro 6C; o Quadro 6C fornece uma explicação sobre os métodos quantitativos utilizados). Estes caracteres incluem dimensões (p. ex., comprimento do pecíolo) e formatos quantificados (p. ex., o ângulo entre a base da lâmina foliar e o pecíolo) que são provavelmente herdados de modo quantitativo.

Evidências adicionais que sustentam que *A.* × *neglecta* é o híbrido entre *A. bartramiana* e *A. laevis* provêm de seqüências de DNA ribossomal e sítios de restrição do DNA do cloroplasto (ver Capítulo 5). As duas espécies parentais diferem em dois sítios no espaçador nuclear ribossomal (ITS) e o híbrido apresenta os nrDNAs de ambos os parentais nestes dois sítios. O híbrido contém o DNA de cloroplasto de um dos parentais devido ao fato de que o DNA de cloroplasto é herdado somente do parental doador de óvulos. Além disso, a hibridização é possível porque os dois parentais florescem aparentemente no mesmo período e são visitados pelos mesmos tipos de polinizadores. Quando cruzadas experimentalmente, as sementes produzidas são viáveis e capazes de germinar.

Em outra localidade, onde *A. laevis* cresce juntamente com outra espécie (*A. "erecta"*, assim indicada, pois esta espécie não foi ainda formalmente descrita), caracteres morfológicos sugerem que a hibridização avançou além da produção de uma F_1 e estabeleceu-se um complexo híbrido (ver Figura 6.20 no Quadro 6C) (Campbell e Wright 1996). Muitas plantas nesta localidade contêm combinações de caracteres dos parentais, dissipando as diferenças com estas últimas espécies. A hibridização entre *A. laevis* e *A. "erecta"* é interessante também porque ambas as espécies provavelmente tenham origem híbrida.

termediário entre os *taxa* A e C em comprimento foliar, não por ser um híbrido entre A e C, mas porque ele representa um estágio intermediário em uma tendência evolutiva para folhas menores. Este tipo de situação pode ser detectado analisando outros caracteres que deveriam também aparecer em condição intermediária se a hibridização tivesse de fato acontecido.

Uma espécie pode também tornar-se mais ou menos intermediária entre outras duas espécies através de convergência evolutiva, cujos efeitos podem simular aqueles da hibridização. A separação de uma espécie em duas espécies derivadas (divergência evolutiva) também pode ter efeitos que simulam os da hibridização (Figura 6.22).

Uma combinação de muitos conjuntos de dados permite a distinção entre eventos de hibridização, convergência

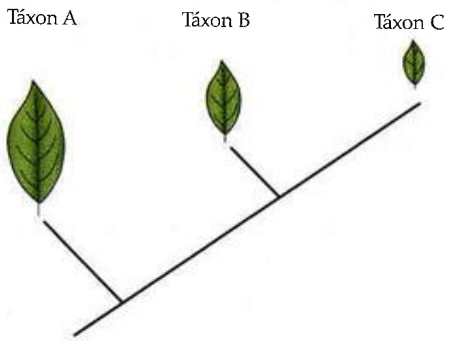


FIGURA 6.19 Uma tendência evolutiva, como, por exemplo, a diminuição no tamanho foliar, pode simular os efeitos de uma hibridização.

QUADRO 6C Análise morfológica quantitativa da hibridização

Suponhamos que estamos testando a hipótese de as espécies A e B terem hibridizado e dado origem ao possível híbrido C. Se já identificamos caracteres morfológicos de herança quantitativa que claramente diferenciam A e B, podemos nos perguntar o quanto C é intermediária entre as espécies parentais, dispondo nossas amostras de A, B e C em uma escala para os caracteres em questão.

Para dois ou três caracteres, poderemos abordar os caracteres em duas ou três dimensões. Por exemplo, o comprimento das pétalas e o comprimento dos pecíolos em *Amelanchier bartramiana* e *A. laevis*. É fácil perceber a condição intermediária em *A.* × *neglecta*, quando o comprimento das pétalas é plotado no gráfico contra o comprimento do pecíolo (Figura 6.20A). Para mais de três caracteres, no entanto, não é fácil visualizar padrões entre A, B e C e precisaremos de técnicas morfológicas quantitativas.

As Figuras 6.20 e 6.21 baseiam-se na **análise dos componentes principais (PCA)** de sete e seis caracteres, respectivamente. O PCA é uma técnica estatística que reduz um conjunto de muitos caracteres a um, dois ou três caracteres novos. O primeiro componente principal é um caráter composto, uma combinação de todos os caracteres que variam de modo consistente e representativo da máxima variação representada no conjunto de dados. Normalmente, parte da variação não é explicada pelo primeiro componente porque nem todos os caracteres são perfeitamente consistentes (correlacionados) entre si.

Na Figura 6.21, por exemplo, o primeiro componente principal explica 73% da variação total do conjunto de dados. O segundo componente principal explica a maior parte da variação não explicada pelo primeiro componente principal (17% da variação total na Figura 6.21). O terceiro e os subseqüentes componentes principais (não mostrados na figura) explicam o máximo da variação não explicada pelos componentes principais precedentes.

Os componentes principais resumem os dados e, quando plotados um contra o outro, como nas Figuras 6.20B e 6.21, fornecem uma noção visual da relação entre os *taxa*. Na Figura 6.21, os dois primeiros componentes principais ressumem 90% de toda a variação do conjunto de dados de seis variáveis. Esta técnica permite aproveitar melhor a informação e interpretar melhor o comportamento dos dados. (Para outro exemplo de análises morfológicas quantitativas da hibridização, ver Hardig et al. 2000.)

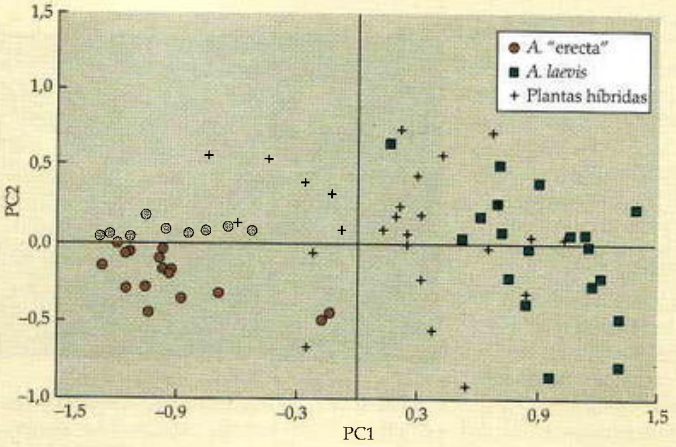
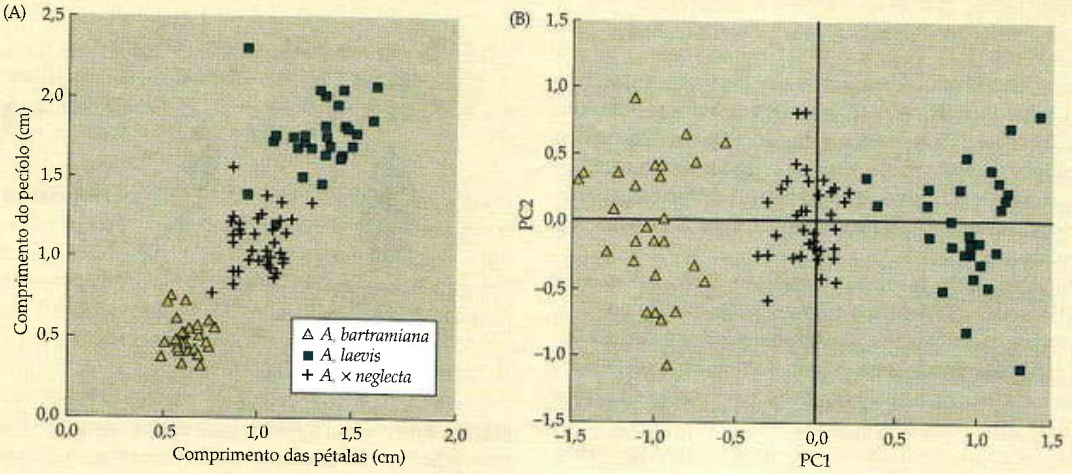


FIGURA 6.21 Análise de componentes principais em um complexo híbrido envolvendo *Amelanchier* "ereta", *A. laevis* e os possíveis híbridos entre elas. (Fonte: Campbell e Wright 1996.)

FIGURA 6.20 Estudo morfológico quantitativo da hibridização. (A) Análise do comprimento do pecíolo e comprimento das pétalas para indivíduos de *Amelanchier bartramiana*, *A. laevis* e *A.* × *neglecta*, o aparente híbrido das espécies anteriores. (B) Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) em um estudo sobre a hibridização em *Amelanchier*. (Fonte: Weber e Campbell 1989.)



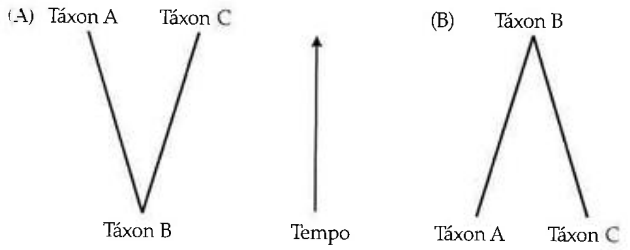


FIGURA 6.22 Divergência evolutiva *versus* hibridização. Padrões intermediários semelhantes podem resultar (A) de divergência evolutiva dos *taxa* A e C a partir de B e (B) de um evento de hibridização entre A e C, produzindo o táxon B.

e divergência. A observação na natureza de ambas as espécies parentais ocorrendo nas proximidades da F_1, o registro de floração simultânea nos parentais ou o registro de fluxo de pólen entre os parentais também podem ser utilizados para sustentar hipóteses de hibridização (ver Quadro 6B). No entanto, só poderemos ter certeza de que uma determinada planta é um híbrido se for possível produzir este híbrido experimentalmente. Portanto, o melhor é mencionar híbridos em potencial como possíveis híbridos.

A reprodução local dos híbridos pode promover a ocorrência de um complexo híbrido (ver Figura 6.17A e Quadro 6C). No primeiro caso descrito para *Amelanchier* no Quadro 6C, praticamente todos os indivíduos de *A.* × *neglecta* parecem ser a progênie de uma F_1 (ver Figura 6.20B); cruzamentos entre estes indivíduos da F_1 e qualquer um dos parentais **(retrocruzamentos)** ou entre os indivíduos da F_1 para produzir uma geração F_2 são aparentemente muito incomuns. No segundo caso, no entanto, um complexo híbrido seria formado, com transferência de caracteres morfológicos de uma espécie para outra (ver Figura 6.21).

Complexos híbridos podem dificultar a identificação taxonômica; os parentais não apenas estão presentes, mas os intermediários dissipam as lacunas que diferenciam os parentais. O comprimento do pedicelo em *A. "ereta"* é em média de 1,7 cm, atingindo desde 1,4 a 1,9 cm. Em *A. laevis*, os pedicelos apresentam entre 2,7 e 3,5 cm (em média 2,9 cm). Os indivíduos aparentemente híbridos apresentam pedicelos de comprimentos intermediários, com média de 2,4 cm e extremos de 1,5 a 3,1 cm, o que abrange praticamente toda a variação observada nos parentais.

Introgressão Os lírios (*Iris*) do sul de Louisiana têm sido utilizados como modelos para entender a introgressão (Quadro 6D; ver Arnold 1994). O sul da Louisiana contém uma considerável diversidade de lírios. Na década de 1930 um grande número de formas foi classificado em mais de 80 espécies. Mais tarde, estudos morfológicos, ecológicos e genéticos documentaram a existência de eventos de hibridização e os lírios foram reclassificados em quatro espécies básicas e numerosos híbridos entre elas.

Duas espécies que crescem juntas no sul da Louisiana – *I. fulva* e *I. hexagona* – foram fundamentais nos estudos de Edgar Anderson sobre introgressão, que foram apresentados em 1949 no seu influente livro *Introgressive Hybridization*. Após a publicação desse livro, muitos sistematas pensaram que eventos de introgressão eram relativamente comuns e importantes forças na evolução das plantas. No entanto, a introgressão no gênero *Iris* foi questionada nos anos 1960, e poucos casos convincentes de introgressão foram documentados naquele período.

Estudos moleculares recentes dos lírios da Lousiana deixam claro que as primeiras interpretações sobre introgressão nestas plantas estavam corretas. A introgressão é, de fato, freqüente nas plantas, e hoje existem numerosos casos bem documentados e uma série de possíveis exemplos adicionais (Rieseberg e Wendel 1993). A principal causa do reconhecimento da importância da introgressão foi o advento e a utilização de ferramentas moleculares. Baixos níveis de introgressão são dificilmente detectados através de caracteres morfológicos e, em muitos casos, é difícil refutar outras explicações alternativas somente com o uso de caracteres morfológicos.

A introgressão pode ser bidirecional, caso em que ocorre o intercâmbio de genes entre duas espécies, ou unidirecional, em que o fluxo gênico ocorre exclusivamente de uma espécie para a outra. As Campanulaceae havaianas apresentam exemplos de introgressão unidirecional. *Dubautia ciliolata* ocorre praticamente restrita a um depósito de lava datado de 1885 e *D. scabra* é restrita a um outro depósito de lava datado de 1935. Análises de marcadores de RAPD (*random amplified polymorphic DNA*) indicam a ocorrência de indivíduos de uma F_1 e uma F_2, e de retrocruzamentos, nas quais *D. ciliolata* se reproduz com os híbridos (Caraway et al. 2001). Esta introgressão unidirecional pode estar provendo *D. ciliolata* com material genético que lhe permita deslocar-se de um depósito de lava mais antigo para outro mais recente.

Especiação híbrida A hibridização freqüentemente produz novas espécies de plantas. Embora a especiação híbrida seja muitas vezes associada com eventos de poliploidia, existem alguns casos documentados de **hibridização diplóide,** nos quais o cruzamento entre duas espécies diplóides produz uma espécie híbrida diplóide. Fortes evidências moleculares sustentam que duas espécies diplóides de girassol, *Helianthus annuus* e *H. petiolaris* (Asteraceae) hibridizaram no passado e originaram outras três espécies diplóides: *H. anomalus, H. deserticola* e *H. paradoxus* (ver Rieseberg e Wendel 1993). Estes eventos de especiação foram mediados por diferenças cromossômicas entre os parentais que tornam os híbridos parcialmente estéreis. A recombinação restaura parte da fertilidade nos híbridos, mas permanecem pelo menos parcialmente estéreis em relação aos parentais.

Outro exemplo, *Iris nelsonii*, é um híbrido diplóide de três espécies: as duas discutidas no Quadro 6D (*I. fulva* e *I. hexagona*) e *I. brevicaulis* (ver Arnold 1992, 1994). O híbrido dessas duas espécies hibridizou com a terceira, e não se conhece qual é o par de espécies que formou o híbrido inicial.

Eventos antigos de introgressão deixaram sua marca em muitos grupos na forma de um conflito entre as filogenias detectadas por meio de caracteres do genoma de cloroplasto (cpDNA, de herança uniparental) e filogenias baseadas em marcadores nucleares (Rieseberg e Soltis 1991). *Helianthus annuus* é uma herbácea ruderal introduzida que hibri-

QUADRO 6D Introgressão nos lírios da Louisiana

Iris fulva e *I. hexagona* hibridizam no sul da Louisiana, em locais onde seus hábitats se sobrepõem e especialmente em áreas que sofreram modificações em decorrência das atividades humanas. Os primeiros estudos utilizaram a cor da flor – vermelho-tijolo em *I. fulva* e azul em *I. hexagona* –, bem como outros seis caracteres florais adicionais para diferenciar espécies e híbridos e para sustentar hipóteses envolvendo complexos híbridos e introgressão.

Análises de DNA nuclear (DNA ribossomal, isoenzimas e RAPDs) e de cloroplasto (cpDNA) confirmaram as hipóteses propostas com base em caracteres morfológicos (discutidos por Arnold 1992, 1994).

Nas duas espécies, marcadores espécie-específicos para todos os quatro tipos de marcadores moleculares de uma espécie foram detectados na outra; seja quando ambos os *taxa* ocorrem juntos ou quando são alopátricos. Tais evidências sustentam que, nestas espécies, a introgressão tem ocorrido em ambas as direções.

Ambas as espécies diferem na presença de uma inserção no espaçador intergenérico (IGS) do rDNA. Enquanto a maioria das populações alopátricas de *I. hexagona* em Louisiana e Flórida apresentam esta inserção em seus rDNAs repetitivos, a maioria das populações alopátricas de *I. fulva* carece da inserção. Duas populações são excepcionais e exemplificam a introgressão dispersa. Em uma população alopátrica predomina *I. fulva*, mas foram detectados 20 indivíduos contendo a inserção, embora 4 deles tivessem algumas cópias de rDNA sem a inserção. Dos 12 indivíduos amostrados na segunda população alopátrica de *I. fulva*, apenas 4 apresentaram o rDNA típico de *I. fulva* e nos outros 8 indivíduos o rDNA foi predominantemente o de *I. fulva*.

Padrões de fluxo gênico em uma área de sobreposição entre *I. fulva* e *I. hexagona* diferem marcadamente para o rDNA e o cpDNA. Enquanto os genótipos nucleares sugerem repetidos retrocruzamentos com *I. hexagona* (Figura 6.23A), os genótipos de cpDNA mostram um fluxo gênico consideravelmente menor (Figura 6.23B). Esta diferença pode ser explicada pela predominância do fluxo gênico através do pólen, que carrega DNA nuclear, mas não carrega marcadores de cpDNA, que apresentam herança materna.

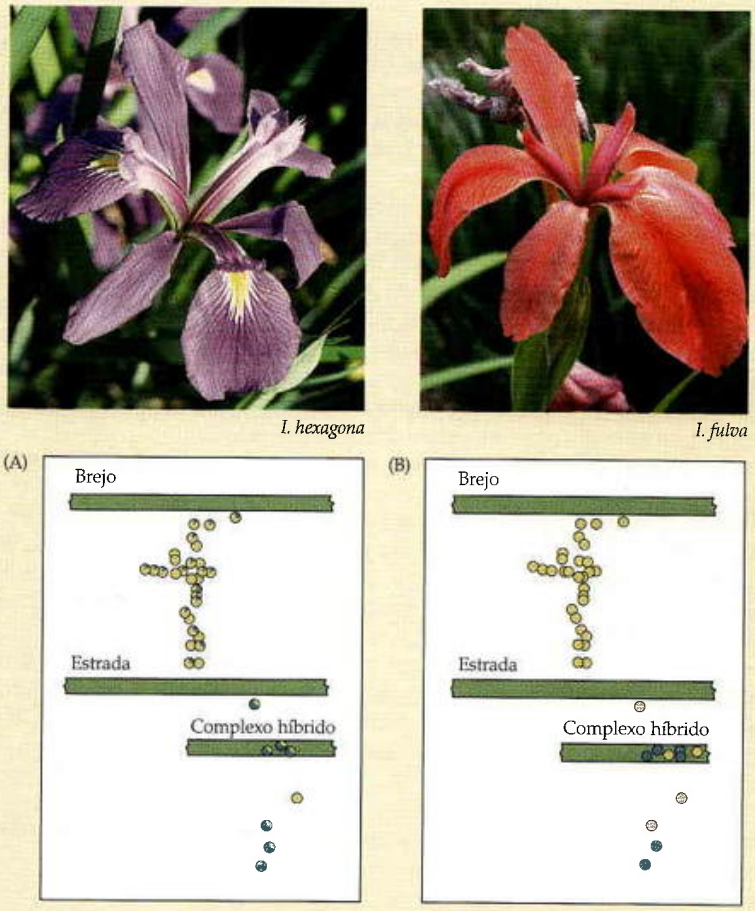


FIGURA 6.23 Caracteres de DNA nuclear e de cloroplasto para indivíduos de *Iris* em uma região de sobreposição entre *I. fulva* e *I. hexagona* próximo de uma estrada e de um brejo (a barra verde) na Louisiana. Cada círculo representa dados genéticos de um indivíduo. (A) A proporção relativa de marcadores nucleares de *I. fulva* (porção azul dos círculos) e *I. hexagona* (porção amarela) em uma amostra de 37 plantas. (B) A distribuição de marcadores de cloroplasto de *I. fulva* (círculos azuis) e *I. hexagona* (círculos amarelos) nas mesmas 37 plantas e outras 3 plantas adicionais. (Modificada de Arnold et al. 1992). (Foto de *I. hexagona* de Walter Judd, de *I. fulva* cortesia de Rodney Barton.)

dizou com muitas outras espécies de girassol no sudoeste dos Estados Unidos. O destino dos genomas nuclear e de cloroplasto tem diferido. Em quase todos os casos, o DNA nuclear de *H. annuus* tem sido eliminado através do retrocruzamento com a outra espécie parental. No entanto, o cpDNA de *Helianthus annuus* tem sido retido nos híbridos e aparece hoje juntamente com o genoma nuclear das outras espécies (Figura 6.24).

Este fenômeno é denominado **captura do cloroplasto** ou *introgressão diferencial* e tem sido documentado em muitos grupos (Rieseberg e Wendel 1993). É mais provável que o DNA de cloroplasto em vez do DNA nuclear atravesse

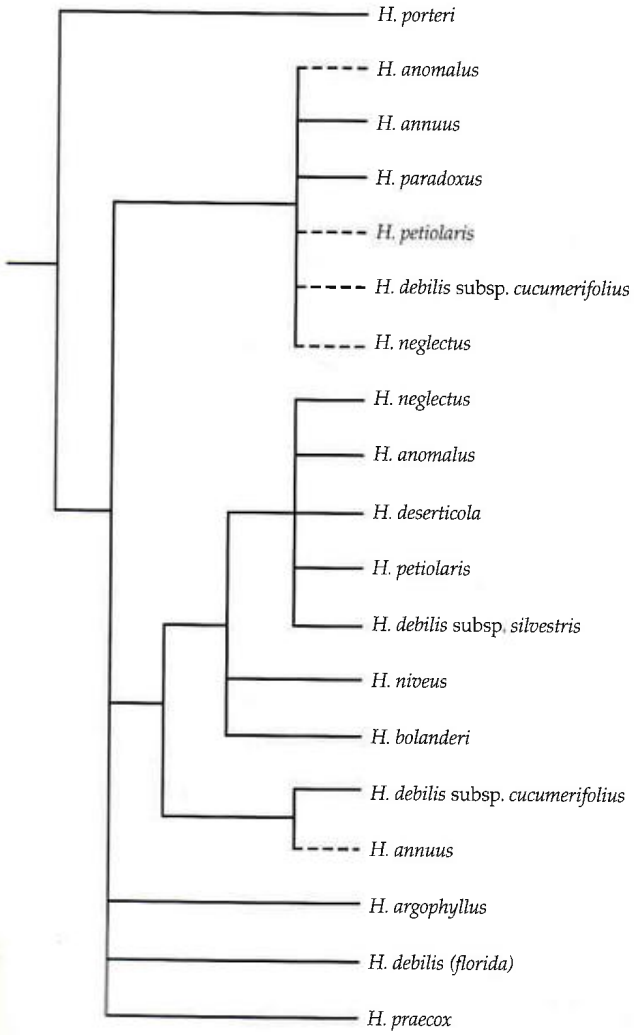


FIGURA 6.24 Árvore mais parcimoniosa para *Helianthus* seção *Helianthus*, baseada em caracteres de DNA de cloroplasto. Linhas pontilhadas indicam discrepâncias entre a classificação morfológica e o tipo do cpDNA. Acredita-se que estas discrepâncias resultam de eventos de introgressão citoplásmica (captura do cloroplasto). (Modificada de Rieseberg et al. 1991.)

os limites entre espécies e deixe sinais de antigos eventos de introgressão (Rieseberg e Soltis 1991). A combinação do cpDNA de um indivíduo e do DNA nuclear de outro obviamente cria conflitos na reconstrução de filogenias (Linder e Rieseberg 2004).

Hibridização e Reconstrução de Filogenias Os híbridos criam problemas em análises filogenéticas, pois os padrões reticulados da hibridização são intrinsecamente incompatíveis com os padrões hierárquicos impostos pelos modernos métodos de reconstrução filogenética (McDade 2000; Linder e Rieseberg 2004). Alguns sistematas argumentam que híbridos podem ser detectados pelos efeitos que causam nas filogenias. Outros recomendam que híbridos sejam removidos das análises para evitar o potencial caos e a falta de resolução que eventualmente promovem nas filogenias.

McDade (1990, 1992a) produziu 17 híbridos experimentais a partir de 12 parentais no gênero sul-americano *Aphelandra* (Acanthaceae) e estudou o efeito da inclusão dos híbridos na resolução (número de árvores), na homoplasia (mensurada pelo índice de consistência, CI; ver Capítulo 2) e nas hipóteses de relações filogenéticas entre as espécies parentais. Os híbridos foram selecionados aleatoriamente e inseridos um a um ou em grupos de dois a cinco em um conjunto de dados contendo apenas espécies parentais. Os híbridos não reduziram a resolução, mas diminuíram significativamente o CI. Eles interferiram na filogenia apenas quando eram muito comuns no grupo interno ou se os parentais do híbrido fossem muito distantes na árvore filogenética (Figura 6.25).

Problemas na reconstrução de filogenias decorrentes de hibridização freqüente devem ser a regra em grupos como aqueles da Tabela 6.3, mas há poucos (se algum) casos bem documentados de hibridização entre parentais filogeneticamente distantes. Um destes exemplos de hibridização entre *taxa* remotamente relacionados envolve a tribo Pyreae (a tribo de Rosaceae que contém, por exemplo, as pêras e maçãs) (Stebbins 1950). Uma hipótese bem aceita sobre a origem deste grupo propunha que ocorreu a hibridização entre ancestrais de outros dois grupos de Rosaceae: a tribo Amygdaleae (cerejas e *taxa* afins) e a tribo Spiraeeae (véu-de-noiva). Caracteres moleculares, no entanto, refutam fortemente esta hipótese e sugerem que Pyreae evoluiu dentro do gênero *Gillenia*, do sudeste dos Estados Unidos (Evans e Campbell, 2002).

Estudos semelhantes envolvendo espécies parentais de *Helianthus* e três híbridos bem documentados mostraram que a inclusão desses híbridos não diminuiu a resolução, mas aumentou a homoplasia dos caracteres moleculares (discussão em Rieseberg e Ellstrand 1993). A homoplasia dos caracteres químicos e morfológicos não mudou com a inclusão das espécies híbridas de *Helianthus*. Finalmente, os girassóis híbridos não afetaram a topologia da árvore de consenso estrito.

Note-se que os indivíduos da F_1 híbrida de *Aphelandra* não se comportam diferentemente das espécies nas análises filogenéticas; portanto, análises filogenéticas não podem ser utilizadas para detectá-los. Se indivíduos da F_1 não podem ser detectados, eventos antigos de hibridização certamente não o serão, pois os efeitos dessas hibridizações antigas já terão sido atenuados.

A não ser que um pesquisador conheça de antemão que os híbridos são numerosos no grupo interno ou que há uma grande distância evolutiva entre os potenciais parentais de um híbrido, a inclusão destes em análises filogenéticas é considerada uma prática aceitável. Se a hipótese de origem híbrida de um táxon apresenta forte sustentação ou abundantes evidências apoiando-a, então não é necessário incluir este táxon em análises filogenéticas. Híbridos potenciais podem ser incluídos nas árvores filogenéticas mais tarde (ver Sang et al. 1995; ver também o Capítulo 2).

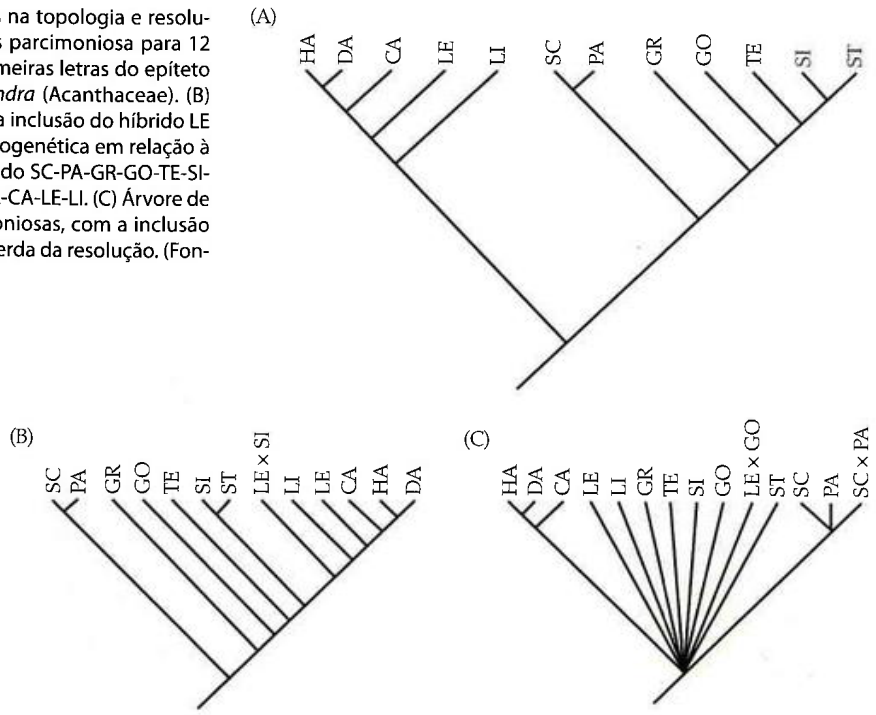


FIGURA 6.25 Efeitos da inclusão de híbridos na topologia e resolução de análises filogenéticas. (A) Árvore mais parcimoniosa para 12 espécies (cada uma designada pelas duas primeiras letras do epíteto específico) do gênero sul-americano *Aphelandra* (Acanthaceae). (B) Efeitos da inclusão dos híbridos na topologia: a inclusão do híbrido LE × SI causa um completo rearranjo da árvore filogenética em relação à Figura 6.25A, com a perda da monofilia do clado SC-PA-GR-GO-TE-SI-ST e uma mudança na posição do clado DA-HA-CA-LE-LI. (C) Árvore de consenso de três árvores igualmente parcimoniosas, com a inclusão dos híbridos LE × GO e SC × PA, mostrando a perda da resolução. (Fonte: McDade 1992a.)

Poliploidia

A julgar por sua alta incidência em muitos grupos de plantas, a poliploidia teve uma função importantíssima na evolução destas. A adição de conjuntos de cromossomos (ver páginas 90-91 no Capítulo 4) fornece material genético redundante que pode ser livre para mutar em genes novos e adaptativos. Assim, os poliplóides com freqüência apresentam diversidade bioquímica, produzindo muitos compostos sobre os quais a seleção natural pode atuar. Como resultado, os poliplóides tendem a ter distribuições maiores e colonizar hábitats mais extremos do que seus parentes diplóides. A formação de um poliplóide é freqüentemente acompanhada por mudanças radicais no genoma (Soltis e Soltis 1999, 2000) e, às vezes, pela perda da auto-incompatibilidade e sexualidade. A poliploidia é também o principal facilitador de um processo rápido de especiação, denominado **especiação poliplóide.**

A freqüência da poliploidia nas plantas A compreensão da poliploidia tem sido grandemente aumentada pelo estudo molecular de genes ou genomas (Soltis et al. 2003). Estes estudos mostraram que a autopoliploidia, embora provavelmente não seja tão freqüente quanto a alopoliploidia, é muito mais freqüente do que tradicionalmente se pensava (Soltis et al. 2003; ver Capítulo 4 para entender as diferenças entre estes dois tipos de poliploidia). Hoje parece que a duplicação do genoma é freqüente em plantas e muitos outros grupos de organismos, mesmo aqueles que têm sido considerados diplóides.

A freqüência da poliploidia varia entre os diferentes grupos de plantas. Altos números cromossômicos em centenas de espécies de samambaias levaram a uma estimativa de 95% de poliploidia neste grupo, embora exista evidência de que alguns *taxa* próximos das samambaias e com altos números cromossômicos sejam na verdade diplóides (ver discussão de Lycopodiaceae no Capítulo 8). Umas poucas coníferas (principalmente Cupressaceae) são poliplóides. Masterson (1994) tentou estimar a freqüência da poliploidia nas angiospermas por meio da determinação de um número cromossômico ancestral. Utilizando a correlação entre tamanho celular e conteúdo de DNA, e depois com o número cromossômico, ela baseou estimativas de números cromossômicos ancestrais no tamanho das células-guarda (células epidérmicas que controlam a abertura e fechamento dos estômatos). O número cromossômico ancestral inferido para as angiospermas foi de sete a nove, o que significa que cerca de 70% das angiospermas apresentam eventos de poliploidia na sua ancestralidade.

Especiação poliplóide A especiação poliplóide pode ocorrer após a formação de alopoliplóides ou autopoliplóides. Acredita-se que a especiação alopoliplóide seja mais freqüente do que a autopoliplóide e resulta de um evento de hibridização e subseqüente duplicação do número cromossômico. Um caso bem estudado de especiação alopoliplóide envolve três espécies do gênero euro-asiático *Tragopogon* (Asteraceae), que foi introduzido na América do Norte por volta de 1900. Híbridos entre estas espécies diplóides foram registrados pela primeira vez em 1949, no leste de Washington. Diferenças estruturais nos cromossomos das três espécies parentais previnem o pareamento nos híbridos diplóides, o que torna os gametas resultantes não-viáveis. A fertilidade é restaurada, no entanto, pela duplicação do número cromossômico. Nos híbridos alopoliplóides resultantes, há uma duplicação exata de cada cromossomo, de modo que o pareamento é possível e a meiose é bem-sucedida. Uma discussão mais detalhada da alopoliploidização em *Tragopogon* é apresentada no Quadro 6E.

QUADRO 6E Especiação alopoliplóide em *Tragopogon*

Três espécies diplóides de *Tragopogon* foram introduzidas na América do Norte por volta de 1900: *T. dubius*, *T. porrifolius* e *T. pratensis*. Híbridos entre elas foram registrados a partir de 1949, no leste do Estado de Washington. *T. dubius* hibridizou com *T. porrifolius*, dando origem ao híbrido alotetraplóide *T. mirus*, e hibridizou com *T. pratensis*, dando lugar ao alotetraplóide *T. miscellus* (Figura 6.26). *T. mirus* e *T. miscellus* são morfologicamente diferentes e estão reprodutivamente isolados das espécies parentais porque eventuais produtos de retrocruzamento são triplóides e geralmente estéreis.

Estas hibridizações têm sido estudadas em detalhes utilizando caracteres morfológicos, estudos nos cromossomos meióticos, análises genéticas da cor floral, análises do gene que controla o comprimento das flores liguladas, a química dos pigmentos, isoenzimas e análise de sítios de restrição de cpDNA e rDNA (Soltis et al. 1995). Isoenzimas, cpDNA e rDNA indicam que os eventos de hibridização que originaram *T. miscellus* ocorreram entre 2 e 21 vezes, e os que originaram *T. mirus*, entre 5 e 9 vezes.

O DNA do cloroplasto tem herança materna neste gênero. Assim, a direção do fluxo gênico pode ser determinada pelo estudo do cpDNA na progênie híbrida. O parental materno de *T. mirus* é *T. porrifolius* em todas as origens conhecidas. Ambos os parentais atuaram como parentais maternais em *T. miscellus*. Alopoliplóides surgiram muitas vezes em outros grupos, tais como *Dactylorhiza* (Orchidaceae; Hedren et al. 2001) e possivelmente *Spartina* (Ayers e Strong 2001). Ao que parece, uma única origem para estes poliplóides é um fato infreqüente (Soltis e Soltis 1999).

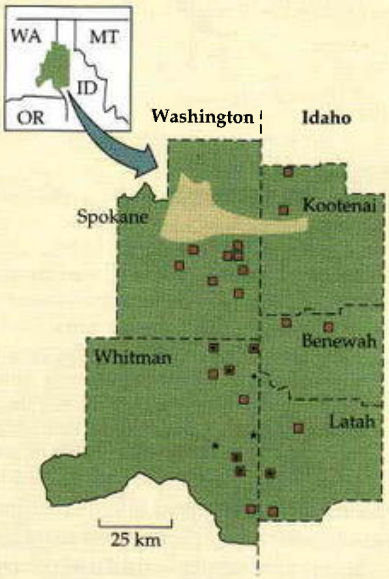


FIGURA 6.27 Mapa de distribuição das espécies alotetraplóides de *Tragopogon* em cinco localidades do leste de Washington e norte de Idaho. As populações de *T. mirus* são indicadas com estrelas, e as de *T. miscellus*, com quadrados vermelhos. Localidades com ambas as espécies são indicadas com ambos os símbolos. A área amarela indica a área de distribuição contínua de *T. miscellus* nas redondezas de Spokane. (Fonte: Novak et al. 1991.)

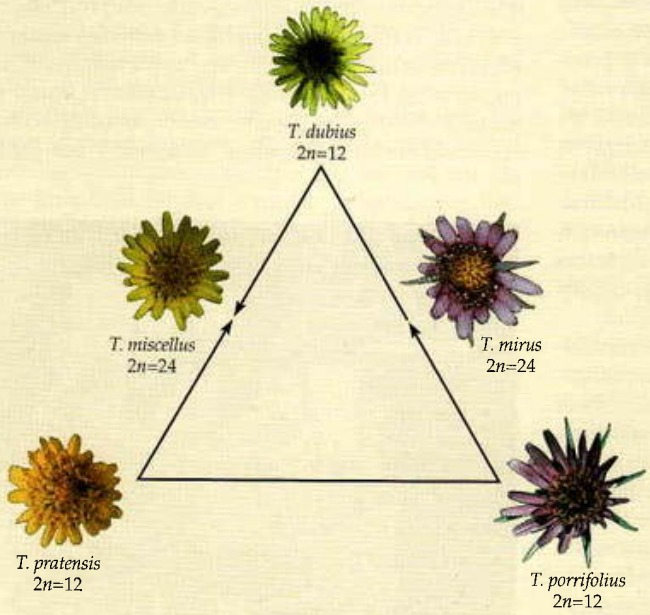


FIGURA 6.26 Especiação alopoliplóide em *Tragopogon*. As espécies parentais diplóides (2*n*) aparecem nos vértices do triângulo; os tetraplóides (4*n*), na parte mediana das linhas entre as espécies parentais. As setas se originam nas espécies parentais. Tanto *T. pratensis* quanto *T. dubius* têm atuado como parentais doadores de óvulos (maternais) originando *T. miscellus* diversas vezes. (Fonte: Pires et al. 2004.)

O que torna estes alopoliplóides eventos de especiação especialmente interessantes é que são recentes e que sabemos onde e quando aconteceram. Isto nos permite conhecer a ecologia e dispersão de espécies novas, bem como conhecer sua evolução morfológica e molecular. Ambos alopoliplóides de *Tragopogon* têm aumentado numericamente e ampliado sua área de distribuição na sua região de origem, no leste de Washington e norte de Idaho (Figura 6.27). De fato, *T. miscellus* tem se tornado uma das ervas mais comuns nas vizinhanças de Spokane, Washington.

Eventos de alopoliploidização em *Spartina* (Poaceae) são semelhantes aos de *Tragopogon* e também são recentes e conseqüência de eventos de introdução de espécies feitos pelo homem. *Spartina alterniflora* (com um número cromossômico diplóide $2n = 62$) é um componente florístico importante de lagoas de água salgada na América do Norte. Indivíduos desta espécie provindos de algum lugar entre Boston, Massachusetts e Newfoundland, Canadá, foram introduzidos em Southampton, Reino Unido, em algum momento antes de 1829. Estes indivíduos se tornaram parentais de um híbrido com a nativa *S. maritima* ($2n = 60$), que resultaram no híbrido estéril *S.* × *towsendii* ($2n = 62$) aproximadamente em 1870.

O alopoliplóide fértil *S. anglica* ($2n = 120, 122, 124$) apareceu no final da década de 1880 em Southampton e então se

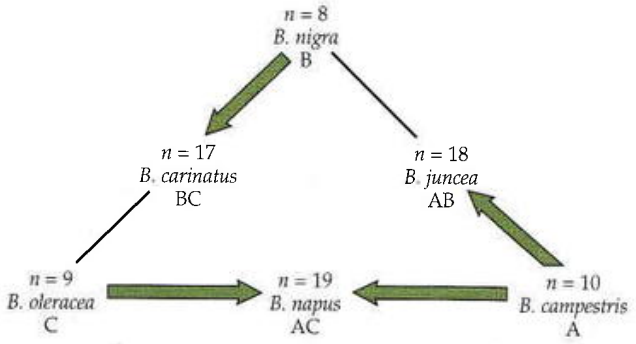


FIGURA 6.28 O triângulo de U. As espécies diplóides parentais estão nos vértices do triângulo, os tetraplóides na região intermediária entre as espécies parentais. O número cromossômico haplóide e a constituição genética (A, B e C) são indicados para cada táxon. As setas se originam nas espécies parentais maternos. Ambas, *B. oleracea* e *B. campestris* tem servido como parentais maternos nos diferentes eventos que deram origem a *B. napus*. (Fonte: Soltis e Soltis 1993.)

espalhou rapidamente ao longo da costa, substituindo as espécies nativas. Marcadores moleculares (Ayers e Strong 2001) mostraram uma ampla variação genética em *S. anglica*, o que poderia ser interpretado como a conseqüência de múltiplas origens. De modo alternativo, esta variação poderia ter se originado após recombinação ou perda de cromossomos inteiros em *S. anglica*. Os dados genéticos indicam que o componente de *S. alterniflora* em todas as plantas (exceto uma) de *S. anglica* estudadas é idêntico a de um indivíduo de *S. alterniflora* de Marchwood, no Reino Unido. Assim, esta planta de Marchwood deve ter sido o progenitor das sementes que originaram *S. anglica*. Estas plantas produzem rizomas que permitem que um indivíduo se reproduza vegetativamente, abrangendo uma extensão considerável e persistindo por um longo tempo graças à reprodução vegetativa.

A especiação alopoliplóide tem tido uma função muito importante na história evolutiva de muitas plantas cultivadas, tais como o milho, a cana de açúcar, o algodão e o trigo, e tem presumivelmente facilitado a evolução dos caracteres que tornaram estas plantas de interesse para o ser humano. Um dos casos mais interessantes de hibridização de espécies cultivadas foi documentado no gênero *Brassica*. Em 1935, o cientista coreano Woo Jang-Choon (cujo nome foi modificado para "Nagaharu U", no Japão) propôs que três espécies de *Brassica* – *B. nigra*, *B. oleracea* e *B. rapa* – hibridizaram e originaram outras três espécies. Estas relações ficaram conhecidas como o "Triângulo de U" (Figura 6.28) e tem sido confirmadas por numerosos estudos (revisão em Song et al. 1988). Os alopoliplóides de *Brassica*, como os de Tragopogon (ver Quadro 6E), apresentam uma história de múltiplos eventos de origem e introgressão (Soltis e Soltis 1993).

Brassica também está envolvido em um caso anterior e mais conhecido de especiação alopoliplóide: o híbrido intergenérico *Raphanobrassica* (já mencionado na página 131). No início da década de 1920, o geneticista russo Georgi Karpechenko tentou criar uma espécie doméstica que combinasse as folhas comestíveis do repolho e as raízes comestíveis do rabanete. Híbridos repolho-rabanete são geralmente estéreis, mas Karpechenko encontrou alguns indivíduos que eram férteis porque os gametas dos parentais não tinham experimentado redução cromossômica. Rabanete e repolho apresentam um número cromossômico $2n = 18$ e os novos indivíduos férteis eram alotetraplóides com $2n = 36$. Embora este resultado fosse cientificamente interessante, a nova hortaliça não atendeu às expectativas: suas raízes eram mais semelhantes às do repolho, e as folhas, às do rabanete.

Estudos recentes sugerem que os poliplóides são surpreendentemente dinâmicos (Soltis e Soltis 1999). Por um breve período após sua formação, os genomas poliplóides podem atravessar reestruturações consideráveis, incluindo troca de segmentos entre os cromossomos das espécies parentais. Quanto mais divergentes são os parentais, mais radicais serão os rearranjos. Numerosos estudos têm demonstrado que o mesmo alopoliplóide pode surgir numerosas vezes (ver Quadro 6E). Se os parentais são geneticamente diferentes, então repetidos eventos de hibridação entre eles produzirão alopoliplóides geneticamente diferentes. Por sua vez, a reprodução entre estes alopoliplóides poderá aumentar a diversidade genética.

Tradicionalmente, os autopoliplóides não têm sido reconhecidos como espécies separadas dos seus ancestrais diplóides, mas Soltis e colaboradores (2007) argumentam que alguns autopoliplóides deveriam ser reconhecidos como espécies. Um dos autopoliplóides que eles sustentam como exemplo ocorre em *Chamerion angustifolium* (Onagraceae; Figura 6.29). Esta planta herbácea e perene ocorre em grande parte do Hemisfério Norte, principalmente como diplóide ou autotetraplóide. Em geral, as distribuições geográficas de

FIGURA 6.29 *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). Esta grande erva perene foi fotografada no norte de Maine, bem dentro da distribuição conhecida para os autotetraplóides dessa espécie. Soltis e colaboradores (2007) favorecem o reconhecimento dos autotetraplóides como espécie separada dos diplóides. Veja o texto para mais detalhes sobre especiação poliplóide nesta planta.

diplóides e autotetraplóides são separadas, com os diplóides ocorrendo em maiores altitudes que os autotetraplóides. No entanto, as distribuições se sobrepõem parcialmente na América do Norte. Os dois níveis de ploidia são morfologicamente diferentes, sendo que os diplóides apresentam flores menores e pecíolos mais curtos. Além disso, os diplóides florescem antes dos tetraplóides, o que lhes confere certo isolamento reprodutivo. Em conjunto, estima-se que isolamento geográfico, constância floral (dos polinizadores), autopolinização, incompatibilidade pólen-estilete e inviabilidade do híbrido confiram cerca de 99,7% de isolamento (Husband e Sabara 2003). Assim, Soltis e colaboradores (2007) concluíram que caracteres morfológicos e isolamento reprodutivo sustentam o reconhecimento do autotetraplóide como espécie separada.

Sistemas reprodutivos

Nas plantas, o principal modo de reprodução é biparental (Richards 1997). No entanto, a reprodução uniparental, seja por autogamia ou reprodução vegetativa, também é relativamente comum e constitui uma das mais freqüentes transições evolutivas em plantas (Takebayashi e Morrell 2001). Cerca de 20 a 25% das plantas são predominantemente autógamas (Barrett e Eckert 1990). A reprodução uniparental restringe fortemente o fluxo gênico, assim, ela é freqüentemente associada com padrões complexos de variação morfológica e com dificuldades na delimitação das espécies.

Como ponto de partida, consideremos uma espécie, tal como *Dactylis glomerata*, que constitui grandes populações cujos indivíduos são sempre alógamos. Tais populações deverão conter uma considerável diversidade genética e não deverão ser muito diferenciadas entre si. Em contraste, plantas derivadas de reprodução uniparental tenderão a ser geneticamente semelhantes e as populações destas plantas tenderão a estar mais ou menos diferenciadas das outras (Richards 1996).

A autopolinização e a autofertilização são o resultado da transferência de pólen dentro de uma mesma flor ou entre flores do mesmo indivíduo. A autogamia afeta a diversidade genética entre os indivíduos, que é mensurada em termos de homozigose ou heterozigose. **Heterozigose** é a presença de dois ou mais alelos diferentes ou outros elementos genéticos para um dado lócus dentro de um indivíduo. **Homozigose** é a presença de um único alelo dentro de um indivíduo. A autogamia reduz a heterozigose e aumenta a homozigose.

Consideremos um gene que codifica uma enzima, tal como a malato desidrogenase (MDH). Um indivíduo diplóide heterozigoto carrega dois alelos do gene e, portanto, pode produzir duas formas da enzima. Estas duas formas poderão diferir no funcionamento, conferindo ao heterozigoto uma certa flexibilidade bioquímica que faltará no homozigoto. Representamos o genótipo desse heterozigoto como *MDH-1/MDH-2*, indicando os dois alelos (1 e 2) do gene *MDH*. Os diplóides heterozigotos gerarão dois tipos de gametas: um com o alelo *MDH-1* e o outro com o alelo *MDH-2*.

A autofertilização do heterozigoto resulta em números iguais de heterozigotos e homozigotos na progênie (Figura 6.30). Assim, cada autofertilização reduz à metade o nível de heterozigose. Em nosso exemplo, partimos de um heterozigoto e uma freqüência de heterozigose = 1. Após uma geração de autofertilização, a freqüência de heterozigose é de ½. Se a autofertilização continuar na progênie da Figura 6.30, os dois homozigotos produzirão apenas progênie homozigota e os heterozigotos novamente produzirão números iguais de heterozigotos e homozigotos. Após esta segunda geração de autopolinização, a freqüência de heterozigose é (½) (½) = ¼.

		Pólen	
		MDH-1	*MDH-2*
Óvulos	*MDH-1*	*MDH-1/MDH-1*	*MDH-1/MDH-2*
	MDH-2	*MDH-1/MDH-2*	*MDH-2/MDH-2*

FIGURA 6.30 Autofertilização em um indivíduo heterozigoto para o gene da malato desidrogenase (*MDH*). Os possíveis genótipos para óvulos e pólen (baseados nos alelos *MDH-1* e *MDH-2*) são ilustrados. A progênie é ¼ homozigota para o alelo *MDH-1*, ¼ homozigota para o alelo *MDH-2* e ½ heterozigota.

Assim, repetidos eventos de autopolinização reduzem a heterozigose, bem como a variação morfológica dentro da progênie, até um nível muito baixo. Como resultado disso, populações autógamas podem ser morfológica e geneticamente uniformes. A autopolinização é a forma mais extrema da **endogamia**, ou reprodução entre indivíduos aparentados. Populações endógamas geralmente apresentam maiores níveis de homozigose e são mais uniformes do que populações alógamas.

Muitas plantas dependem de uma variedade de formas de reprodução assexual (estolões, rizomas, gemas e fragmentação) para colonizar um hábitat e para a dispersão a curtas distâncias. A produção assexual de sementes, denominada agamospermia (ver Capítulo 4; um termo equivalente é *apomixia*), difere da reprodução assexual em que retém a produção e dispersão de sementes e algum grau de sexualidade. A meiose normal e uma completa recombinação genética não ocorrem nas plantas agamospérmicas. No entanto, mesmo quando toda sexualidade tenha sido perdida, algum grau de variação genética é produzido (Mogie 1992).

A agamospermia ocorre em cerca de 34 famílias e 130 gêneros de angiospermas e é especialmente comum em Asteraceae (35 gêneros contêm espécies apomíticas), Poaceae (37 gêneros) e Rosaceae (11) (Asker e Jerling 1992; Carman 1997; van Dijk e Vijverberg 2006). Gêneros com espécies agamospérmicas, tais como *Amelanchier, Antennaria, Calamagrostis, Cotoneaster, Crataegus, Hieracium, Malus, Poa, Potentilla, Rubus, Sorbus* e *Taraxacum*, têm sido taxonomicamente tão complexos quanto qualquer outro. Se toda sexualidade é perdida, a agamospermia é obrigatória e é o único modo de produção de sementes. No entanto, em geral a agamospermia é facultativa: ocorre juntamente com a reprodução sexual no mesmo indivíduo.

Conceitos de espécie

Como determinamos se duas plantas pertencem à mesma espécie ou a espécies diferentes? Esta questão tem sido e continua sendo intensamente debatida entre sistematas e biólogos evolucionistas. Apesar do título da sua obra principal, *A Origem das Espécies*, Darwin disse que as espécies não importavam muito e que elas são aquilo que o sistemata competente diz que são. No entanto, muitos livros recentes se focalizam nos conceitos de espécie e de especiação (King 1993; Lambert e Spencer 1995; Claridge et al. 1997; Howard e Berlocher 1998; Wilson 1999; Levin 2000; Wheeler e Meier 2000; Schilthuizen 2001; Coyne e Orr 2004). Sistematas, biólogos evolucionistas, ecólogos, agrônomos, horticultores, biogeógrafos e muitos outros cientistas estão mais interessados nas espécies do que em qualquer outro táxon.

Como ponto de partida, consideremos a situação nos animais, especialmente nos grandes vertebrados, nos quais a capacidade inter-reprodutiva é o critério para definir as espécies. Dentro da maioria dos vertebrados, grupos de indivíduos interférteis coincidem também em atributos morfológicos, ecológicos e apresentam distribuição geográfica semelhante. Assim, as espécies desses organismos são relativamente fáceis de identificar, mas podemos também testar se os indivíduos são férteis entre si ou não. Por exemplo, cavalos e burros são morfologicamente diferentes, e o híbrido entre um macho de burro e uma égua – a mula – é estéril. Esta definição de uma espécie como um grupo de indivíduos interférteis é geralmente denominada **conceito biológico de espécie**, ou **CBE** (Mayr 1963), embora os outros conceitos de espécie sejam "biológicos" também. O CBE, que também é referido como o conceito de isolamento da espécie (CIE; Templeton 1989), tem dominado a literatura zoológica (Mayr 1992, 2000; Coyne e Orr 2004) e, até recentemente, também a literatura botânica.

O apelo do CBE reside na sua simplicidade, na sua concordância com a ênfase do Neodarwinismo no fluxo gênico e na especiação alopátrica e na sua testabilidade. No entanto, um teste de interfertilidade não pode ser aplicado de modo inequívoco em plantas, pois a interfertilidade varia muito nos diferentes grupos. O sucesso reprodutivo entre integrantes de diferentes grupos de plantas varia de 0 a 100% (Figura 6.31), e designar espécies com base em níveis médios de interfertilidade é ambíguo (Davis e Heywood 1963).

Como o fluxo gênico varia enormemente entre os diversos grupos de plantas, as comunidades reprodutivas variam de um ou poucos indivíduos (como em indivíduos autógamos ou em clones assexuais) até conjuntos morfologicamente diversos de indivíduos (quando a hibridização ocorre entre grupos morfologicamente divergentes). Uma aplicação estrita do conceito de CBE levaria a dar nome de espécie a uma quantidade potencialmente enorme de clones assexuais e plantas autógamas, que poderiam diferir muito pouco entre si, o que tornaria muito difícil o reconhecimento de tais espécies. A aplicação do CBE na presença de freqüentes eventos de hibridização levaria à criação de espécies muito inclusivas. Em verdade, esta idéia tem sido defendida para as cerca de 1.000 espécies da subtribo Pyrinae (Rosaceae), já que alguns dos gêneros dessa tribo (*Amelanchier, Crataegus, Malus, Cotoneaster* e *Sorbus*) ocasionalmente se reproduzem entre si.

Os sistematas vegetais têm em geral abandonado o CBE (Davis e Heywood 1963; Ehrlich e Raven 1969; Raven 1976; Mishler e Donoghue 1982; Donoghue 1985; Mishler e Bran-

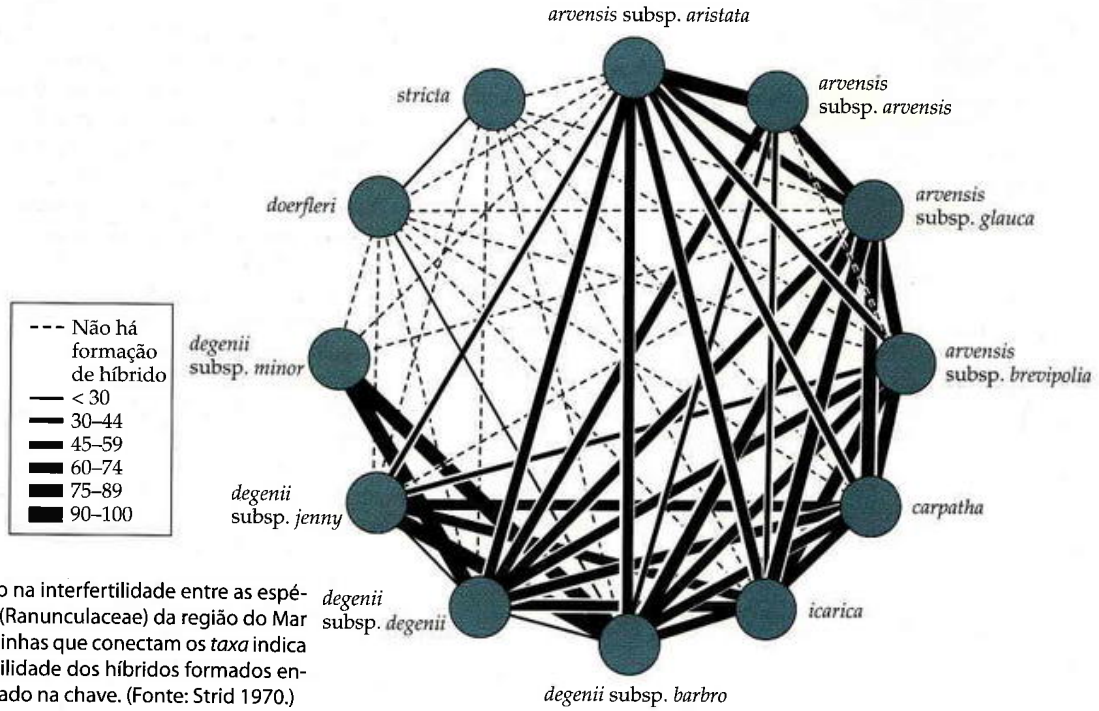


FIGURA 6.31 Variação na interfertilidade entre as espécies do gênero *Nigella* (Ranunculaceae) da região do Mar Egeu. A espessura das linhas que conectam os *taxa* indica a porcentagem de fertilidade dos híbridos formados entre os *taxa*, como indicado na chave. (Fonte: Strid 1970.)

TABELA 6.4 Sete conceitos de espécie

Conceito	Critério para a definição de espécie	Referência
Biológico	Lacuna na fertilidade entre espécies	Mayr 1963
De reconhecimento	Presença do mesmo sistema de fertilização	Paterson 1985
Fenético	Lacuna na variação entre espécies	Sokal e Crovello 1970
Evolutivo	A mesma história evolutiva ao longo do tempo	Wiley 1978
Apomórfico	Monofilia	Donoghue 1985; Mishler 1985
Diagnóstico	Presença de uma única combinação de estados de caráter	Nixon e Wheeler 1990
Genealógico	Ancestralidade em comum	Baum e Shaw 1995

don 1987; Nixon e Wheeler 1990; Davis e Nixon 1992; Kornet 1993; Baum e Shaw 1995; McDade 1995; mas ver também Schemske 2000). A ocorrência de fluxo gênico entre espécies não significa que não sejam linhagens distintas, a não ser que a hibridização seja tão intensa que as espécies tenham se fusionado. No entanto, outros fatores além do fluxo gênico devem ser responsáveis pela semelhança de populações de espécies cosmopolitas em diferentes continentes, tais como *Phragmites australis*. Por exemplo, é possível que restrições ontogenéticas tenham feito com que a morfologia de um táxon seja mais ou menos uniforme ao longo da sua distribuição. No entanto, Rieseberg e colaboradores (2006) argumentaram contra a opinião generalizada de que, diferente dos animais, as espécies de plantas não estão reprodutivamente isoladas. A comparação de numerosos estudos envolvendo plantas e animais demonstrou que as espécies de plantas são "provavelmente representativas de linhagens reprodutivamente isoladas".

Outros conceitos de espécies têm sido elaborados, incluindo o conceito de espécie baseado em reconhecimento, o conceito fenético de espécie, o conceito evolutivo e o filogenético (Tabela 6.4). O CBE e o **conceito de espécie baseado no reconhecimento** (CER) se focalizam na função do fluxo gênico, seja como uma força de diversificação quando existe uma lacuna no fluxo gênico (CBE), seja como força coesiva, mantendo a similaridade dos indivíduos dentro de uma espécie (CER). O **conceito fenético de espécie** se apóia na semelhança superficial entre os integrantes de uma espécie, que estão separados de outras espécies por uma lacuna de variação. O **conceito evolutivo de espécie** se focaliza no reconhecimento de linhagens evolutivas, embora não indique claramente como tais linhagens podem ser identificadas. (Estes e outros conceitos são revisados em Grant 1981; de Queiroz e Donoghue 1988; Templeton 1989; Baum 1992; Kornet 1993; Rieseberg 1994; Baum e Donoghue 1995; Baum e Shaw 1995; Davis 1997; Ghiselin 1997; Hull 1997; de Queiroz 1998; Mishler 1999; Levin 2000; Coyne e Orr 2004.)

A ascensão da filogenia como um princípio norteador da sistemática motivou o surgimento de um conceito filogenético de espécie (CFE). Um atributo comum a todos estes conceitos é que espécies são reconhecidas como os *taxa* que indicam o limite entre inter-relações reticuladas (como as encontradas entre integrantes reprodutivos de uma espécie) e relações de divergência (como aquelas de linhagens separadas entre as quais não ocorre troca de genes). Infelizmente, este limite é com freqüência dissipado. Pelo menos três critérios têm sido enunciados na literatura para definir o CFE. Assim, este termo é ambíguo e, portanto, não é utilizado neste livro.

O critério de monofilia estipula que uma espécie contém todos os descendentes de uma população ancestral e que é identificável por meio de autapomorfias (Donoghue 1985; Mishler 1985; Mishler e Brandon 1987; de Queiroz e Donoghue 1988). Este conceito pode ser denominado **conceito apomórfico de espécie.** No entanto, o critério de monofilia não é apropriado abaixo do nível de espécie, pelo fato de que inter-relações reticuladas, não-hierárquicas e não-divergentes são incompatíveis com o agrupamento esperado para a monofilia.

Um critério alternativo para o CFE enfatiza a facilidade do diagnóstico e define uma espécie filogenética como "o menor agregado de populações (sexuais) ou linhagens (assexuais) que pode ser diagnosticado por uma combinação única de caracteres em indivíduos comparáveis" (Nixon e Wheeler 1990: 211; ver também Davis e Nixon 1992). Os estados de caráter devem ser fixos (não-variáveis) dentro das espécies.

Embora este enfoque, que pode ser referido como o **conceito diagnóstico de espécie**, seja simples e facilmente compreendido, há incertezas sobre o que constitui facilidade de diagnóstico. Uma pequena característica genética que apareça unicamente em um conjunto de populações pode tornar diagnosticável este conjunto, mas na falta de outras diferenças a maioria dos sistematas não se inclinará a aceitar este grupo como uma espécie. A ênfase na não-variação dos caracteres é também problemática; estar confiante de que um caráter é realmente não-variável dentro de uma espécie requer uma amostragem muito mais intensiva do que em geral é posto em prática (Wiens e Servideo 2000).

A facilidade de diagnóstico é um conceito baseado em caracteres, em oposição a um conceito baseado na história do grupo (Baum e Donoghue 1995). Um terceiro critério para CFE – a ancestralidade em comum – é histórico. Este critério estipula que os integrantes de um grupo devem estar mais relacionados entre si do que com qualquer outro organismo

fora do grupo. Grupos exclusivos que contêm grupos não menos inclusivos são a base para o **conceito genealógico de espécie (CGE).**

A exclusividade pode ser determinada pela **coalescência** de genes; indivíduos de uma espécie estarão mais relacionados entre si do que com organismos de outra espécie se seus genes partilham genes ancestrais mais recentes (coalescência) do que os eventualmente partilhados com indivíduos de outra espécie. Para entender como funciona a coalescência, consideremos que, por exemplo, irmãos e irmãs partilham um gene ancestral mais recente do que genes partilhados entre primos em primeiro grau. No entanto, o critério de coalescência é potencialmente defeituoso, pois genes diferentes com freqüência produzem padrões diferentes de coalescência (Doyle 1995). Alguns genes agrupam alguns conjuntos de indivíduos e outros agrupam outros subconjuntos. Ainda, a coalescência de alguns genes dentro de uma linhagem pode não ocorrer devido à manutenção de polimorfismo promovido pela seleção natural (Coyne e Orr 2004). Assim, não é realista supor que todos os genes de uma espécie apresentarão coalescência; mas qual será a proporção de genes requerida para atingir a coalescência no CGE?

Diante da discussão precedente deveria estar claro que não há um consenso sobre conceitos de espécies em plantas. Parte das causas dessa falta de consenso é que a diversidade é idiossincrática. Cada linhagem apresenta uma história única de mudanças genéticas, morfológicas e ecológicas; de interação com outras espécies e com o ambiente físico; e de migração, dispersão e eventos estocásticos. As espécies diferem em grau variável quanto aos caracteres morfológicos, genes, ecologia, distribuição geográfica, polinizadores, sistema reprodutivo, plasticidade fenotípica, dispersão dos frutos, resistência a doenças, habilidade competitiva, tamanho do genoma e numerosos outros aspectos. Além disso, a especiação é um processo que se estende no tempo (de Queiroz 1998). Percebemos no mundo um contínuo, desde o início da formação de novas espécies até todos os estágios subseqüentes no processo de especiação, culminando em espécies estabelecidas de longa data e claramente diferenciadas de outras espécies. Portanto, cada espécie é única.

Embora o conceito de espécie devesse ser geral, aplicável e teoricamente significativo, na prática estes atributos freqüentemente conflitam entre si (Hull 1997). Por exemplo, o CBE é teoricamente significativo mas, como antes comentado, há problemas na sua aplicação. Além disso, não é universal, pois seu requerimento de reprodução sexual exclui organismos de reprodução assexual. Por outro lado, se aceitamos que existe fluxo gênico entre espécies (Rieseberg et al. 2003; Coyne e Orr 2004), a aplicação do CBE requer a escolha de algum grau de fluxo gênico. Arbitrariedades desse tipo não estão limitadas ao CBE, como observado por Coyne e Orr (2004, p. 34): "todos os conceitos de espécie requerem algum julgamento subjetivo". Para o CGE, por exemplo, a observação de que alguns genes podem não apresentar coalescência dentro da espécie requer a escolha de um número mínimo de genes para que o táxon seja reconhecido como uma espécie genealógica.

O objetivo da sistemática é inferir o resultado das histórias evolutivas únicas dos organismos, bem como inferir as relações entre estes organismos. Para tal finalidade, toda informação pode contribuir.

Pelo fato de que nós, humanos, detectamos os organismos com nossos sentidos (especialmente a visão), caracteres morfológicos são as primeiras evidências que utilizamos na delimitação de espécies. A morfologia também é a fonte de dados mais acessíveis sobre relações evolutivas e permanece como a forma mais comum de reconhecer a maioria das espécies. Dados de outras fontes, como marcadores moleculares, ecologia, interfertilidade, geografia e biologia da polinização, são importantes como medidas independentes da realidade evolutiva das espécies.

Taxa são hipóteses, abertas para serem testadas repetidas vezes conforme caracteres novos ou novas metodologias de análises se tornam disponíveis. A base para uma hipótese taxonômica é o conhecimento que o sistemata tem do grupo. Este conhecimento se baseia em estudos de campo ou de laboratório sobre morfologia, ecologia, sistema reprodutivo, fluxo gênico entre espécies próximas, distribuição geográfica e tantos caracteres quanto seja possível estudar sobre a variação estrutural e molecular.

Espécies são unidades de estudo importantes em outras disciplinas além da sistemática (notavelmente na agronomia, biogeografia, biologia da conservação, ecologia, genética, horticultura e fisiologia) e, idealmente, deveria ser reconhecível por indivíduos que não sejam especialistas, ou seja, pessoas que não dedicaram períodos consideráveis de tempo para compreender aquele grupo de plantas. A utilização de variações morfológicas significativas é então essencial na prática. Se as espécies em um gênero em particular são realmente difíceis de serem diferenciadas, os sistematas podem designar estas espécies a grupos que o leigo poderá reconhecer sem grande dificuldade. Algumas opções são enunciadas na próxima seção.

Estudos de caso em espécies vegetais

Espécies de fácil reconhecimento Uma espécie de fácil reconhecimento apresenta alogamia, fertilidade irrestrita entre seus integrantes e fortes barreiras de isolamento reprodutivo entre seus componentes e os de outras espécies. Este tipo de espécie não estará internamente fragmentada e não se fusionará com outra espécie através de hibridização. A maioria dos vertebrados e das plantas vasculares se enquadra neste padrão. *Dactylis glomerata* (Poaceae) é um exemplo desse tipo, pois é facilmente reconhecida por biólogos de campo e não acarreta problemas taxonômicos significativos. Neste grupo de plantas, a aplicação dos diferentes conceitos de espécie antes enunciados provavelmente levará ao mesmo resultado.

Microespécies **Microespécies** são séries de populações minimamente diferenciadas e derivadas de reprodução uniparental. Os integrantes do complexo de espécies de *Andropogon virginicus* são ervas abundantes nos primeiros estágios sucessionais no leste dos Estados Unidos. Muitos dos *taxa* neste complexo diferem em caracteres diminutos e sutis e são, portanto, de difícil identificação. Estes *taxa* freqüentemente crescem juntos e florescem ao mesmo tempo, mas raramente hibridizam (Campbell 1983). Estes *taxa* divergiram pouco sob o ponto de vista morfológico e, mesmo assim, estão reprodutivamente isolados. Algumas das espécies neste complexo são aparentemente alógamas e outras não são apenas autocom-

patíveis, mas também apresentam flores cleistógamas que se autopolinizam regularmente.

Mudanças de alogamia para autogamia têm isolado pelo menos parcialmente alguns *taxa* neste grupo. Esta mudança de alogamia para autopolinização parece ser o resultado de um amadurecimento precoce das flores, de modo que estas se autopolinizam antes de serem expostas aos polinizadores. *Taxa* que estão reprodutivamente isolados sem muita divergência fenotípica aparente, são denominados **espécies irmãs** ou **espécies crípticas.**

Outro exemplo de espécies crípticas provém de *Asplenium nidus* (Aspleniaceae), uma samambaia epífita dos trópicos do Velho Mundo. Em um estudo efetuado na Indonésia, três tipos de plantas puderam ser caracterizadas com base em seqüências de *rbcL* (Yatabe et al. 2001). Estes três tipos apresentam o mesmo número cromossômico ($2n = 144$) e são morfologicamente inseparáveis, apresentando, no entanto, diferentes preferências de hábitat. Os tipos A e B crescem nas mesmas altitudes, mas as plantas A crescem na região mais baixa e sombreada dos troncos. O tipo B é encontrado nas partes mais altas e parcialmente sombreadas das árvores. O tipo C é geralmente encontrado em altitudes maiores do que os outros dois tipos; nunca cresce junto com o tipo B e raramente o faz com o tipo A. Hibridizações experimentais entre os tipos A e B e A e C não produziram híbridos dos tipos de *rbcL* (cruzamentos entre B e C não foram testados). Os autores concluíram que estes três tipos são espécies crípticas.

Uma solução para o problema das microespécies é reservar a categoria de espécie para *taxa* claramente caracterizados e que podem ser definidos de um modo amplo, incluindo *taxa* muito próximos, mas de difícil caracterização. No complexo *Andropogon virginicus*, duas categorias infra-específicas têm sido utilizadas: variedades e formas. Variedades representam um nível de divergência inferior ao que existe entre espécies. São *taxa* formais representados por trinomiais, tais como *Andropogon virginicus* var. *glaucus*. Formas são menos evidentes que variedades e, em alguns casos, correspondem a microespécies. São *taxa* informais, com nomes não-latinos, tais como *Andropogon virginicus* var. *glaucus*, a forma dos brejos. A seção de nomenclatura trata de *taxa* abaixo de nível específico, tais como variedades e subespécies.

Agamoespécies **Agamoespécies** são microespécies agamospérmicas. Muitos gêneros – por exemplo, *Alchemilla, Amelanchier, Antennaria, Calamagrostis, Crataegus, Hieracium, Poa, Potentilla, Rubus, Sorbus* e *Taraxacum* – contêm um ou mais **complexos agâmicos.** Tais grupos contêm *taxa* alógamos que hibridizam e seus híbridos se tornam agamospérmicos. A interação entre hibridização e agamospermia pode gerar padrões de variação particularmente intrincados.

A agamospermia nestes gêneros é com freqüência facultativa, e algum pólen funcional é regularmente produzido. Assim, plantas agamospérmicas podem servir ocasionalmente como doadoras de óvulos e regularmente como doadora de pólen em eventos reprodutivos envolvendo outras espécies agamospérmicas ou sexuais. O problema da esterilidade que afeta os híbridos sexuais não está presente nas plantas agamospérmicas. Centenas de nomes específicos, especialmente em *Rubus* e *Crataegus*, têm sido propostos para híbridos introgressivos estabilizados por agamospermia.

Um elemento crucial par entender os complexos agâmicos é a identificação dos *taxa* sexuados que originaram estes complexos (Bayer 1987).

Taraxacum (dália) é provavelmente o exemplo mais extremo de proliferação de agamoespécies. Os especialistas no gênero aceitam mais de 2.000 espécies, sendo a maioria agamoespécies (Kirschner e Stepánek 1994). Até 100 microespécies têm sido identificadas em uma área de 1 hectare. Isto, especialmente para o leigo, cria uma enorme dificuldade na identificação desses *taxa* tão fracamente diferenciados. Nestes casos, todos os conceitos de espécies são de difícil aplicação. A utilização da hierarquia taxonômica de **seção** (um grupo de espécies feneticamente semelhantes) tem sido proposta para simplificar a taxonomia de *Taraxacum*.

Espécies que hibridizam extensivamente Espécies de carvalho (*Quercus*, Fagaceae) hibridizam com facilidade. Este gênero contém entre 500 e 600 espécies, que são elementos comuns e dominantes em florestas. A hibridização entre espécies próximas torna a identificação dos carvalhos um desafio especialmente difícil, pois as espécies já apresentam por si só uma considerável variabilidade fenotípica e significativas diferenças entre indivíduos adultos e jovens.

Nos carvalhos e em qualquer outro grupo onde ocorrem eventos de hibridização, uma pergunta fundamental é até que ponto o fluxo gênico interespecífico pode estar fusionando espécies. Em um estudo de *Quercus gambelii* e *Q. grisea*, que hibridizam com freqüência no sudoeste dos Estados Unidos, Howard e colaboradores (1997) descobriram que "apesar da ocorrência de híbridos, as espécies permanecem separadas" (p. 747).

As conseqüências da hibridização neste gênero vão de fluxo gênico interespecífico infreqüente, a formação de complexos híbridos, introgressão, ou a formação de conjuntos de espécies que hibridizam, denominados ***syngameons****. Um *syngameon* é a unidade mais inclusiva que abrange um conjunto de espécies que hibridizam entre si (Figura 6.32). Os

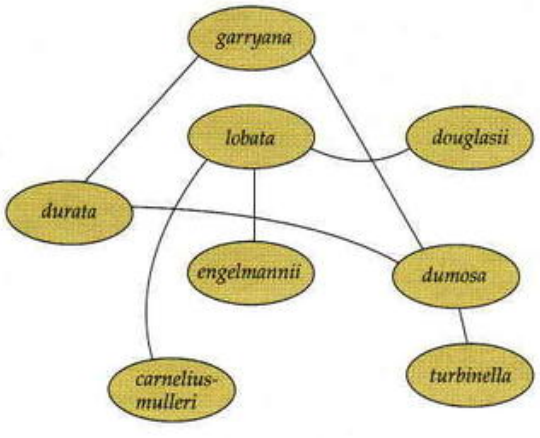
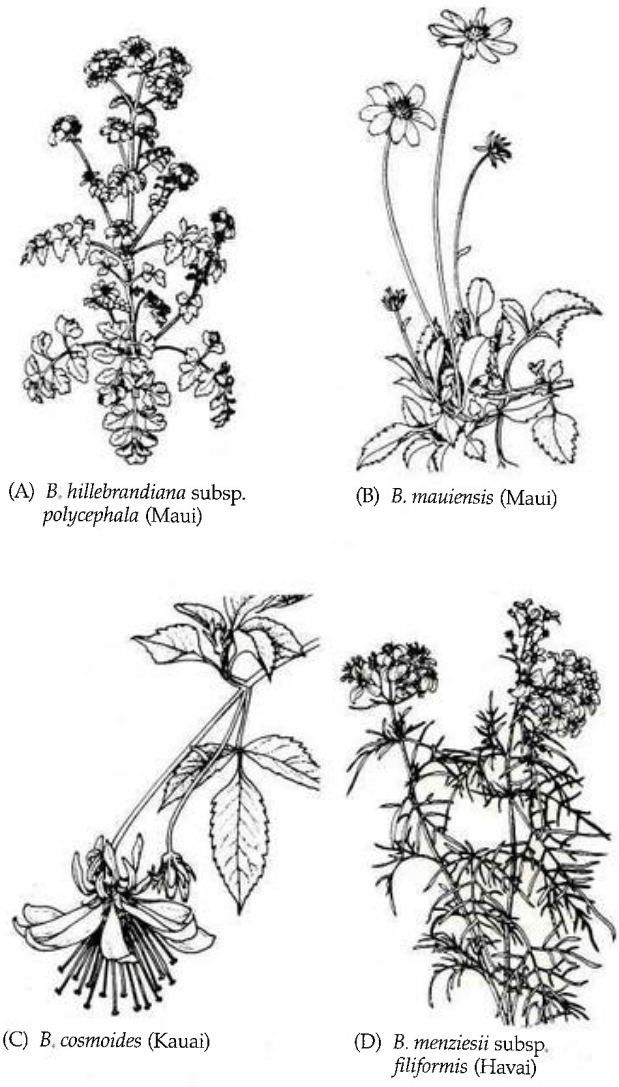


FIGURA 6.32 Semi-espécies do *syngameon* de carvalhos brancos, na Califórnia. As linhas conectam as espécies que produzem híbridos férteis. (Modificada de Grant 1981.)

* N. de R. T. A grafia original de *syngameon* foi mantida por não haver correspondência em língua portuguesa.



(A) *B. hillebrandiana* subsp. *polycephala* (Maui)

(B) *B. mauiensis* (Maui)

(C) *B. cosmoides* (Kauai)

(D) *B. menziesii* subsp. *filiformis* (Havai)

FIGURA 6.33 Exemplos de quatro espécies havaianas de *Bidens*, a maioria das quais são interférteis. (Fonte: Ganders e Nagata 1984.)

simpatizantes do CBE utilizam o termo de *semi-espécie* para cada integrante de um *syngameon*.

Espécies que estão isoladas geograficamente, mas não reprodutivamente A divergência morfológica não necessariamente traz consigo o isolamento reprodutivo, como vimos no caso de *Platanus occidentalis* e *P. orientalis*. Um exemplo espetacular de especiação sem isolamento reprodutivo é o das espécies havaianas do gênero *Bidens* (Asteraceae).

As ilhas do Havaí têm fornecido numerosas evidências do processo de especiação, porque são jovens (entre 700.000 e 5,7 milhões de anos de idade) e estão dentre as superfícies mais isoladas da Terra. A colonização nestas ilhas com freqüência começou com a migração de grupos pequenos que posteriormente sofreram uma diversificação marcante. As espécies havaianas de *Bidens* seguem este padrão (Ganders e Nagata 1984). Descendendo (presumivelmente) de um único ancestral imigrante, o gênero ocorre hoje em altitudes desde o nível do mar até os 2.200 m de altura e desde hábitats semidesérticos com cerca de 300 mm de chuva anual até lagoas montanas com mais de 7.000 mm de chuva anual.

Os taxonomistas reconhecem 19 espécies e 8 subespécies de *Bidens* no Havaí, sendo que tais espécies exibem maior diversidade morfológica e ecológica do que as espécies do gênero do resto dos cinco continentes (Figura 6.33). A grande diversidade morfológica de *Bidens* não é acompanhada, no entanto, por diversidade genética. As espécies havaianas de *Bidens* são geneticamente tão semelhantes quanto populações de outras espécies. Neste caso, a evolução morfológica progrediu muito mais rapidamente do que a evolução genética.

Praticamente todos os cruzamentos artificiais entre espécies havaianas de *Bidens* são bem-sucedidos; os indivíduos da F_1 produzem pólen viável e sementes férteis. A hibridização natural, no entanto, é relativamente rara; apenas 5% das hibridizações possíveis têm sido documentadas na natureza. Em 85% dos casos, a hibridização não acontece porque as espécies crescem em ilhas diferentes, ou em diferentes cadeias montanhosas da mesma ilha. Em outros 8% dos casos, a hibridização não acontece por isolamento ecológico ou sazonal (períodos de florada temporalmente separados). A divergência morfológica sem isolamento reprodutivo é comum no Havaí (Carr 1995).

Parâmetros para o reconhecimento de espécies vegetais

A lista a seguir indica as diretrizes básicas para facilitar o reconhecimento de espécies de plantas.

1. *Conheça as plantas no campo.* Estudos intensivos durante o período de desenvolvimento e através da área de distribuição geográfica fornecem informações extremamente úteis sobre morfologia, padrões locais de variação e descontinuidade, sistema reprodutivo, período de florada, polinização, ecologia, distribuição e natureza do fluxo gênico. Estudos de campo são essenciais para efetuar uma amostragem rigorosa de caracteres estruturais, estudos acurados de biologia reprodutiva e variação molecular.
2. *Colete dados sobre a variação morfológica, molecular, sistema reprodutivo, período de floração, polinização, ecologia, distribuição e fluxo gênico.* A combinação de fontes de dados, como, por exemplo, morfológicos e moleculares, pode complementar os resultados de cada uma dessas fontes de dados. Em estudos de hibridização em *Salix* (Salicaceae) (Hardig et al. 2000) e de variação de altitude em *Eucalyptus* (Myrtaceae) (McGowen et al. 2001), os resultados moleculares e morfológicos foram complementares. As hipóteses taxonômicas são tão boas quanto as evidências que as sustentam. Portanto, é fundamental estabelecer uma amostragem rigorosa que represente adequadamente toda a variação existente. Em regiões temperadas, já existe uma considerável quantidade de informação sobre alguns grupos. Estes dados, no entanto, não deveriam ser aceitos sem críticas, mas avaliados de modo cético e cuidadoso. A amostragem efetuada previamente por outros pesquisadores pode ter sido incompleta, os dados podem ter sido interpretados ou indicados de modo incorreto e dados importantes podem ter passado despercebidos. Uma busca por novas evidências sistemáticas pode ser muito produtiva. Em regiões menos estudadas, como os trópicos, o volume de dados com freqüência será mínimo e serão necessários estudos de campo mais intensivos e melhores amostragens.

3. *Analise os dados sistemáticos rigorosamente e ilustre-os graficamente para facilitar sua interpretação.* Grandes conjuntos de dados não são facilmente interpretados nem compreendidos mediante uma simples inspeção visual. Está disponível uma série de *softwares* comerciais (p. ex., NTSYS-pc; Rohlf 2005) que inclui uma série de ferramentas de análise estatística de dados sistemáticos e permite uma ilustração gráfica dos resultados. Uma das ferramentas analíticas mais apropriadas é a analise de componentes principais (ver Quadro 6C). A análise de componentes principais e outras ferramentas estatísticas têm sido utilizadas para delimitações em nível de espécie por numerosos pesquisadores (Kellog 1985; Leonard et al. 2005; Peirson et al. 2006; Sun et al. 2006).
4. *Produza hipóteses sobre eventos de especiação e teste-as por meio de observação e experimentação.*

Resumo

Os sistematas estudam os resultados da evolução. Visualizamos o mundo orgânico como uma árvore da vida, com as espécies nos ápices dos ramos e com todos os ramos conectados entre si por uma ancestralidade em comum. Procuramos entender como a matéria bruta da evolução (a variação herdável) é gerada, dividida em unidades discretas (como as espécies) e afetada pelo fluxo gênico. Nosso maior desafio é selecionar as unidades apropriadas que possamos chamar de espécies.

A seleção natural Darwiniana e a deriva gênica promoveram a evolução de uma enorme diversidade vegetal. Variações herdadas promovem a reprodução diferenciada por meio da seleção natural. Mutações e recombinações gênicas fornecem a variação requerida para que ocorram mudanças evolutivas. Mutações envolvem mudanças no DNA, desde mudança em uma única base até a adição de genomas inteiros. A recombinação continuamente apresenta novos arranjos de genes, os quais serão "testados" quanto a sua aptidão evolutiva.

A especiação geralmente requer isolamento ecológico ou geográfico entre conjuntos de populações, de modo a prevenir o fluxo gênico. A especiação alopátrica envolve a separação de uma espécie em dois ou mais conjuntos de populações que divergem em isolamento físico. No entanto, o fluxo gênico aparentemente não é efetivo na integração genética de raças de distribuição geograficamente ampla. A especiação local explica melhor a origem da divergência em populações pequenas e marginais e a coesão da espécie que resulta da ancestralidade em comum.

Algumas espécies próximas poderão fusionar-se se colocadas em contato e o fluxo gênico não estiver impedido de algum modo. Muitos mecanismos de isolamento reprodutivo dificultam o fluxo gênico entre espécies. A seleção natural pode favorecer mecanismos de isolamento pré-reprodutivo porque previnem a hibridização e reduzem a competição por recursos. Mecanismos de isolamento reprodutivo também podem ter evoluído como subprodutos da divergência genética durante a especiação.

A hibridização é freqüente nas plantas e pode destruir, manter ou criar diversidade específica. Às vezes, apenas uma geração F_1 híbrida é formada devido a fatores como a esterilidade do híbrido. Se os híbridos se reproduzem, podem retrocruzar com uma espécie parental no local da hibridização e promover a formação de um complexo híbrido. Se sementes ou pólen da progênie híbrida se dispersam a partir do local original de hibridação, a introgressão poderá ocorrer.

A incompatibilidade entre os intrincados padrões reticulados de hibridação e o padrão hierárquico da maioria das metodologias de análise filogenética resulta um problema quando eventos de hibridização são freqüentes no grupo interno e/ou quando os parentais provêm de linhagens muito distantes dentro do grupo. A hibridização está geralmente associada com a poliploidia por meio da especiação alopoliplóide, que envolve eventos de hibridização e subseqüentes eventos de duplicação do complemento cromossômico.

Acredita-se que a poliploidia tenha tido importância na ancestralidade da maioria das espécies de plantas e é, portanto, uma via importante de diversificação nestas. Os alopoliplóides são muito dinâmicos, apresentam mais de uma origem na maioria dos casos estudados e também a capacidade de rápidas mudanças genéticas por meio da reorganização do genoma.

As plantas diferem muito dos animais quanto à diversidade de sistemas reprodutivos. A prevalência de reprodução uniparental através de autopolinização ou de agamospermia produz nas plantas uma série de padrões de variações que não se encaixam facilmente em esquemas taxonômicos.

O problema da delimitação das espécies é aumentado nas plantas pelo fluxo gênico entre espécies e pela compartimentalização da variação por parte de plantas com reprodução uniparental. Portanto, os sistematas de plantas em geral abandonaram o conceito biológico de espécie. Quando definem espécies, eles procuram evidências morfológicas, moleculares, ecológicas, reprodutivas, geográficas e de outros tipos dentro de linhagens independentes e bem delimitadas. Resulta difícil generalizar sobre espécies de plantas, pois cada uma tem uma história única.

BIBLIOGRAFIA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

Itens marcados com asterisco são especialmente recomendados para os leitores interessados em informações adicionais sobre os assuntos discutidos neste capítulo.

Anderson, E. 1949. *Introgressive hybridization*. Wiley, New York.

Antonovics, J., A. D. Bradshaw and R. G. Turner. 1971. Heavy metal tolerance in plants. *Adv. Ecol. Res.* 7:1-85.

Arnold, M. L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 237-261.

Arnold, M. L. 1994. Natural hybridization and Louisiana irises. *BioScience* 44: 141-147.

*Arnold, M. L. 1997. *Natural hybridization and evolution*. Oxford University Press, New York.

Arnold, M. L., J. J. Robinson, C. M. Buckner and B. D. Bennett. 1992. Pollen dispersal and interspecific gene flow in Louisiana irises. *Heredity* 68: 399-404.

*Asker, S. E. and L. Jerling. 1992. *Apomixis in plants*. CRC Press, Boca Raton, FL.

Ayers, D. R. and S. R. Strong. 2001. Origin and genetic diversity of *Spartina anglica* (Poaceae) using nuclear DNA markers. *Am. J. Bot.* 88: 1863-1867.

Baldwin, B. G. and R. H. Robichaux. 1995. Historical biogeography and ecology of the

Hawaiian silversword alliance (Asteraceae): New molecular phylogenetic perspectives. In *Hawaiian biogeography: Evolution on a hot spot archipelago*, W. L. Wagner and V. A. Funk (eds.), 259-287.

Baldwin, B. G., D. J. Crawford, J. Francisco-Ortega, S.-C. Kim, T. Sang and T. F. Stuessy. 1998. Molecular phylogenetic insights on the origin and evolution of oceanic island plants. In *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing*, D. E. Soltis, P. E. Soltis and J. J. Doyle (eds.), 410-441. Kluwer, Boston.

Barrett, S. C. H. and C. G. Eckert. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. In *Biological approaches and evolutionary trends in plants*, S. Kawano (ed.), 229-254. Academic Press, New York.

Baum, D. 1992. Phylogenetic species concepts. *Trends Ecol. Evol.* 7: 1-2.

*Baum, D. and M. J. Donoghue. 1995. Choosing among "phylogenetic" species concepts. *Syst. Bot.* 20: 560-573.

Baum, D. and K. L. Shaw. 1995. Genealogical perspectives on the species problem. In *Experimental approaches to plant systematics* (Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, Vol. 53), P. C. Hoch and A. G. Stephenson (eds.), 289-303. Missouri Botanical Garden, St. Louis.

Bayer, R. J. 1987. Evolution and phylogenetic relationships of the *Antennaria* (Asteraceae: Inuleae) polyploid agamic complex. *Biol. Zentralblatt* 106: 683-698.

Bradshaw, H. D., Jr., S. M. Wilbert, K. G. Otto and D. W. Schemske. 1995. Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers *(Mimulus)*. *Nature* 376: 762-765.

Brauner, S. and L. D. Gottlieb. 1987. A selfcompatible plant of *Stephanomeria exigua* var. *coronaria* (Asteraceae) and its relevance to the origin of its self-pollinating derivative S. *malheurensis*. *Syst. Bot.* 12: 299-304.

*Briggs, D. and S. M. Walters. 1997. *Plant variation and evolution*, 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Campbell, C. S. 1983. Systematics of the *Andropogon virginicus* complex (Gramineae). *J. Arnold Arbor.* 64: 171-254.

Campbell, C. S. and W. A. Wright. 1996. Agamospermy, hybridization, and taxonomic complexity in northeastern North American *Amelanchier* (Rosaceae). *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 345-354.

Caraway, V, G. D. Carr and C. W. Morden. 2001. Assessment of hybridization and introgression in lavacolonizing Hawaiian *Dubautia* (Asteraceae: Madiinae) using RAPD markers. *Am. J. Bot.* 88: 1688-1694.

Carman, J. G. 1997. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony. *Biol. J. Linnean Soc.* 61: 51-94.

Carney, S. E., M. B. Cruzan and M. L. Arnold. 1994. Reproductive interactions between hybridizing irises: Analyses of pollen tube growth and fertilization success. *Am. J. Bot.* 81: 1169-1175.

Carr, G. D. 1995. A fully fertile intergeneric hybrid derivative from *Argyroxiphium sandwicense* ssp. *macrocephalum* × *Dubautiamenziesii* (Asteraceae) and its relevance toplant evolution in the Hawaiian Islands. *Am. J. Bot.* 82:1574-1581.

Claridge, M. R, H. A. Dawah and M. R. Wilson (eds.). 1997. *Species: The units of diversity*. Chapman & Hall, London.

Cockrum, E. L. and B. J. Hayward. 1962. Hummingbird bats. *Nat. Hist.* 71(8): 38-43.

*Coyne, J. A. and H. A. Orr. 2004. *Speciation*. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts.

*Darwin, C. 1859. *On the origin of species*. Murray, London.

Darwin, C. 1876. *The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom*. Murray, London.

Darwin, C. 1877. *The various contrivances by which orchids are fertilised by insects*, 2nd ed. Appleton, New York.

Davis, J. I. 1997. Evolution, evidence, and the role of species concepts in phylogenetics. *Syst. Bot.* 22: 373-03.

Davis, J. I. and K. C. Nixon. 1992. Populations, genetic variation, and the delimitation ofphylogenetic species. *Syst. Biol.* 41: 421-435.

*Davis, P. H. and V. H. Heywood. 1963. *Principles of angiosperm taxonomy*. Van Nostrand, Princeton, NJ.

de Queiroz, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. In *Endless forms: Species and speciation*, D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.), 57-75. Oxford University Press, New York.

de Queiroz, K. and M. J. Donoghue. 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics* 4: 317-338.

de Queiroz, K. and M. J. Donoghue. 1990. Phylogenetic systematics and species revisited. *Cladistics* 6: 83-90.

Dilcher, D. L. and P. R. Grane. 1984. *Archaeanthus:* An early angiosperm from the Cenomanian of the western interior of North America. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 71: 351-383.

Donoghue, M. J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88: 172-181.

*Donoghue, M. J. 1992. Homology. In *Keywords in evolutionary biology*, E. Fox Keller and E. Lloyd (eds.), 170-179. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Doyle, J. J. 1995. The irrelevance of allele tree topologies for species delimitation and a nontopological alternative. *Syst. Bot.* 20: 574-588.

Ehrlich, P. R. and P. H. Raven. 1969. Differentiation of populations. *Science* 165: 1228-1232.

Ellstrand, N. C., R. Whitkus and L. H. Rieseberg. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 5090-5093.

Evans, R. C. and C. S. Campbell. 2002. DNA sequences from the granule-bound starch synthase gene clarify the origin of the Maloideae (Rosaceae). *Am. J. Bot.* 89: 1478-1484.

Faegri, K. and L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*, 3rd ed. Pergamon, Oxford.

Furnier, G. R. and W. T. Adams. 1986. Geographic patterns of allozyme variation in Jeffrey pine. *Am. J. Bot.* 73: 1009-1015.

Ganders, F. R. and K. M. Nagata. 1984. The role of hybridization in the evolution of *Bidens* on the Hawaiian Islands. In *Plant biosystematics*, W. F. Grant (ed.), 179-194. Academic Press, Toronto, Ontario.

Ghiselin, M. T. 1997. *Metaphysics and the origin of species*. State University of New York Press, Albany.

Goodwillie, C. 1999. Multiple origins of self-compatibility in *Linanthus* section *Leptosiphon* (Polemnoniaceae): Phylogenetic evidence from internal transcribed spacer sequence DNA. *Evolution* 53: 1387-1395.

Grant, V. 1963. *The origin of adaptations*. Columbia University Press, New York.

*Grant, V. 1981. *Plant speciation*, 2nd ed. Columbia University Press, New York.

Hardig, T. M., S. J. Brunsfeld, R. S. Fritz, M. Morgan and C. M. Orians. 2000. Morphological and molecular evidence for hybridization and introgression in a willow *(Salix)* hybrid zone. *Mol. Ecol.* 9: 9-25.

Head, M. 2006. Panbiogeography of *Nothofagus* (Nothofagaceae): analysis of the main species massings. *J. Biogeogr.* 33:1066-1075.

Hedren, M., M. F. Fay and M. W. Chase. 2001. Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 88: 1868-1880.

Howard, D. J. and S. H. Berlocher (eds.). 1998. *Endless forms: Species and speciation*. Oxford University Press, New York.

Howard, D. J., R.W. Preszler, J. Williams, S. Fenchel, and W. J. Boecklen. 1997. How discrete are oak species? Insights from a hybrid zone between *Quercus grisea* and Q. *gambelii*. *Evolution* 51: 747-755.

Hull, D. L. 1997. The ideal species concept and why we can't get it. In *Species: The units of diversity*, M. F. Claridge, H. A. Dawah and M. R. Wilson (eds.), 357-380. Chapman & Hall, London.

Husband, B. C. and H. A. Sabara. 2003. Reproductive isolation between autotetraploids and their diploid progenitors in fireweed, *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *New Phytologist* 161: 703-713.

Kellogg, E. A. 1985. A biosystematic study of the *Poa secunda* complex. *J. Arnold Arbor.* 66: 201-242.

King, M. 1993. *Species evolution: The role of chromosome change*. Cambridge University Press, Cambridge.

Kirschner, J. and J. Stepánek. 1994. Clonality as a part of the evolutionary process in *Taraxacum*. *Folia Geobot. Phytotax.* 29: 265-275.

Kornet, D. J. 1993. *Reconstructing species: Demarcations in genealogical networks*. Unpublished doctoral dissertation, Institut voor Theoretische Biologie, Rijksuniversiteit, Leiden, Netherlands.

Kullenberg, B. and G. Bergstrom. 1976. The pollination of *Ophrys* orchids. *Bot. Notiser* 129: 11-19.

Lambert, D. M. and H. G. Spencer (eds.). 1995. *Speciation and the recognition concept: Theory and application*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Leonard, M.R., R.E. Cook and J.C. Semple. 2005. A multivariate morphometric study

of the aster genus *Sericocarpus* (Asteraceae: Astereae). *Sida* 21: 1471-1505.

*Levin, D. A. 1971. The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants. *Taxon* 20: 91-113.

*Levin, D. A. 1981. Dispersal versus gene flow in plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 233-253.

Levin, D. A. 1985. Reproductive character displacement in *Phlox*. *Evolution* 39: 1275-1281.

*Levin, D. A. 1993. Local speciation in plants: The rule not the exception. *Syst. Bot.* 18: 197-208.

*Levin, D. A. 2000. *The origin, expansion, and demise of plant species*. Oxford University Press, New York.

Levin, D. A. 2001. The recurrent origin of plant races and species. *Syst. Bot.* 26: 197-204.

*Li, W.-H. 1997. *Molecular evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Linder, C.R. and L. H. Rieseberg. 2004. Reconstructing patterns of reticulate evolution in plants. *Am. J. Bot.* 91: 1700-1708.

Masterson, J. 1994. Stomatal size in fossil plants: Evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264: 421-424.

Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press/Belknap Press, Cambridge, MA.

*Mayr, E. 1977. Darwin and natural selection. *Am. Sci.* 65: 321-327.

Mayr, E. 1992. A local flora and the biological species concept. *Am. J. Bot.* 79: 222-238.

Mayr, E. 2000. Species concepts and phylogenetic theory. In *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Q. D. Wheeler and R. Meier (eds.), 17-29. Columbia University Press, New York.

McDade, L. 1990. Hybrids and phylogenetic systematics. I. Patterns of character expression in hybrids and their implications for cladistic analysis. *Evolution* 44: 1685-1700.

McDade, L. 1992a. Hybrids and phylogenetic systematics. II. The impact of hybrids on cladistic analysis. *Evolution* 46: 1329-1346.

McDade, L. 1992b. Species concepts and problems in practice: Insight from botanical monographs. *Syst. Bot.* 20: 606-622.

McDade, L. 1995. Hybridization and phylogenetics. In *Experimental approaches to plant systematics* (Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, Vol. 53), P. C. Hoch and A. G. Stephenson (eds.), 305-331. Missouri Botanical Garden, St. Louis.

*McDade, L. 2000. Hybridization and phylogenetics: Special insights from morphology. In *Phylogenetic analysis of morphological data*, J. J. Wiens (ed.), 146-164. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

McGowen, M. H., R. J. E. Wiltshire, B. M. Potts and R. E. Vaillancourt. 2001. The origin of *Eucalyptus vernicosa*, a unique shrub eucalypt. *Biol. J. Linnean Soc.* 74: 397-405.

Mishler, B. D. 1985. The morphological, developmental and phylogenetic basis of species concepts in bryophytes. *Bryologist* 88: 207-214.

Mishler, B. D. 1999. Getting rid of species? In *Species: New interdisciplinary essays*, R. Wilson (ed.), 307-315. MIT Press, Cambridge, MA.

Mishler, B. D. and R. N. Brandon. 1987. Individuality pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biol. Philos.* 2: 397-414.

Mishler, B. D. and M. J. Donoghue. 1982. Species concepts: A case for pluralism. *Syst. Zool.* 31: 491-503.

Mogie, M. 1992. *The evolution of asexual reproduction in plants*. Chapman & Hall, London.

Mooring, J. S. 2001. Barriers to interbreeding in the *Eriophyllum lanatum* (Asteraceae, Helenieae) species complex. *Am. J. Bot.* 88: 285-312.

Mosseler, A. and C. S. Papadopol. 1989. Seasonal isolation as a reproductive barrier among sympatric *Salix* species. *Can. J. Bot.* 67: 2563-2570.

Nixon, K. C. and Q. D. Wheeler. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 211-223.

Novak, S. J., D. E. Soltis and P. S. Soltis. 1991. Owenby's *Tragopogons*: 40 years later. *Am. J. Bot.* 78: 1586-1600.

Paterson, H. E. H. 1985. The recognition species concept. In *Species and speciation* (Transvaal Museum Monograph, 4), E. E. Vrba (ed.), 21-39. Transvaal Museum, Pretoria, South Africa.

Peirson, J. A., P. D. Cantino, and H. E. Ballard. 2006. A taxonomic revision of *Collinsonia* (Lamiaceae) based on phenetic analyses of morphological variation. *Syst. Bot.* 31: 398-409.

Pires, J. C., K. Y. Lim, A. Kovarík, R. Matyásek, A. Boyd, A. R. Leitch, I. J. Leitch, M. D. Bennett, P. S. Soltis and D. E. Soltis. 2004. Molecular cytogenetic analysis of recently evolved *Tragopogon* (Asteraceae) allopolyploids reveal a karyotype that is additive of the diploid progenitors. *Am. J. Bot.* 91: 1022-1035.

Raven, P. H. 1976. Systematics and plant population biology. *Syst. Bot. 1*: 284-316.

Richards, A. J. 1996. Breeding systems in flowering plants and the control of variability. *Folia Geobot. Phytotax.* 36: 283-293.

*Richards, A. J. 1997. *Plant breeding systems*, 2nd ed. Chapman & Hall, London.

Rieseberg, L. R. 1994. Are many plant species paraphyletic? *Taxon* 43: 21-32.

Rieseberg, L. R. 1995. The role of hybridization in evolution: Old wine in new skins. *Am. J. Bot.* 82: 944-953.

Rieseberg, L. R. and J. M. Burke. 2001. The biological reality of species: Gene flow, selection and collective evolution. *Taxon* 50: 47-67.

Rieseberg, L. H., S. A. Church, and C. L. Morjan. 2003. Integration of populations and differentiation of species. *New Phytologist* 161: 59-69.

Rieseberg, L. R. and N. C. Ellstrand. 1993. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization. *Crit. Rev. Plant Sci.* 12: 213-241.

Rieseberg, L. R. and J. D. Morefield. 1995. Character expression, phylogenetic reconstruction, and the detection of reticulate evolution. In *Experimental approaches to plant systematics* (Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, vol. 53), P. C. Hoch and A. G. Stephenson (eds.), 333-353. Missouri Botanical Garden, St. Louis.

Rieseberg, L. R. and D. E. Soltis. 1991. Phylogenetic consequences of cytoplasmic gene flow in plants. *Evol. Trends Plants 5*: 65-84.

Rieseberg, L. R. and T. F. Wendel. 1993. Introgression and its consequences in plants. In *Hybrid zones and the evolutionary process*, R. G. Harrison (ed.), 70-109. Oxford University Press, New York.

Rieseberg, L. R., S. M. Beckstrom-Sternberg, A. Liston and D. M. Árias. 1991. Phylogenetic and Systematic inferences from chloroplast DNA and isozyme variation in *Helianthus* sect. *Helianthus*. *Syst. Bot.* 16: 50-76.

*Rieseberg, L. R., T. E. Wood and E. J. Baack. 2006. The nature of plant species. *Nature* 440: 524-527.

Rohlf, F. J. 2005. *NTSYS-pc: Numerical Taxonomy System*, vers. 2.2. Exeter Publishing, Ltd. Setauket, NY.

Sang, T., D. J. Crawford and T. F. Stuessy. 1995. Documentation of reticulate evolution in peonies *(Paeonia)* using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA: Implications for biogeography and concerted evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 6813-6817.

Schemske, D. W. 2000. Understanding the origin of species (Book review of D. J. Howard and S. H. Berlocher. 1989. *Speciation and its consequences*). *Evolution* 54: 1069-1073.

Schemske, D. W. and H. D. Bradshaw, Jr. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers *(Mimulus)*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 11910-11915.

Schilthuizen, M. 2001. *Frogs, flies, and dandelions: Speciation-The evolution of new species*. Oxford University Press, Oxford.

Schwarzbach, A. E., L. A. Donovan and L. R. Rieseberg. 2001. Transgressive character expression in a hybrid sunflower species. *Am. J. Bot.* 88:270-277.

Shaw, K. L. 1998. Species and the diversity of natural groups. In *Endless forms: Species and speciation*, D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.), 44-56. Oxford University Press, New York.

Sokal, R. R. and T. Crovello. 1970. The biological species concept: A criticai evaluation. *Am. Nat.* 104: 127-153.

Soltis, D. E. and P. S. Soltis. 1993. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. *Crit. Rev. Plant Sci.* 12: 243-273.

Soltis, D. E. and P. S. Soltis. 1995. The dynamic nature of polyploid genomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 8089-8091.

*Soltis, D. E. and P. S. Soltis. 1999. Polyploidy: Recurrent formation and genome evolution. *Trends Ecol. Evol.* 14: 348-352.

Soltis, D. E., P. S. Soltis, D. W. Schemske, J. F. Hancock, J. N. Thompson, B. C. Husband, and W. S. Judd. 2007. Autopolyploidy in angiosperms: Have we grossly underestimated the number of species? *Taxon* 56: 13-30.

Soltis, D. E., P. S. Soltis, J. A. Tate. 2003. Advances in the study of polyploidy since *Plant speciation*. *New Phytologist* 161: 173-191.

Soltis, P. S., G. M. Plunckett, S. J. Novacek and D. E. Soltis. 1995. Genetic variation in *Tragopogon* species: Additional origins of the allotetraploids T. miras and *T. miscellus*. *Am. J. Bot.* 82:1329-1341.

Soltis, P. S. and D. E. Soltis. 2000. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 97: 7051-7057.

Song, K. M., T. C. Osborn and P. H. Williams. 1988. *Brassica* taxonomy based on nuclear restriction fragment length polymorphisms. *Theor. Appl. Genet.* 5: 784-794.

Stace, C. A. 1984. *Plant taxonomy and biosystematics.* Edward Arnold, London.

*Stebbins, G. L. 1950. *Variation and evolution in plants.* Columbia University Press, New York.

Stevens, P. F. 1997. J. D. Hooker, George Bentham, Asa Gray and Ferdinand Mueller on species limits in theory and practice: A mid-nineteenth-century debate and its repercussions. *Hist. Rec. Aust. Sci.* 11: 345-370.

Stewart, W. N. and G. W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants,* 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Strid, A. 1970. Studies in the Aegean flora, XVI. Biosystematics of the *Nigella aroensis* complex with special reference to nonadaptive radiation. *Opera Bot.* 28: 1-169.

Sun, F. -J., G. A. Levin, and S. R. Downie. 2006. A multivariate analysis of *Pseudocymopterus* (Apiaceae). *J. Torrey Bot. Club* 133: 499-512.

Takebayashi, N. and P. L. Morrell. 2001. Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach. *Am. J. Bot.* 88: 1143-1150.

Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. In *Speciation and its consequences,* D. Otte and J. A. Endler (eds.), 3-27. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

van Dijk, P. J. and K. Vijverberg. 2006. The significance of apomixis in the evolution of the angiosperms: A reappraisal. In *Plant species-level systematics: New perspectives on pattern and process* (Regnum Vegetabile, vol. 143), F. T. Bakker, L. W. Chatrou, B. Gravendeel and P. B. Peser (eds.), 101-116. A. R. G. Gantner Verlag, Ruggell, Liechtenstein.

Weber, J. E. and C. S. Campbell. 1989. Breeding system of a hybrid between a sexual and an apomictic species of *Amelanchier,* shadbush (Rosaceae, Maloideae). *Am. J. Bot.* 76: 341-347.

Wheeler, Q. D. and R. Meier (eds.). 2000. *Species concepts and phylogenetic theory: A debate.* Columbia University Press, NewYork.

Wiens, J. J. and M. R. Servideo. 2000. Species delimitation in systematics: Inferring diagnostic differences between species. *Proc. R. Soc. Lond. B. 267:* 631-636

Wiley, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* 27:17-26.

Wilson, P. 1992. On inferring hybridity from morphological intermediacy. *Taxon* 41: 11-23.

Wilson, R. A. (ed.) 1999. *Species: New interdisciplinary essays.* MIT Press, Cambridge, MA.

Yatabe, Y, S. Masyama, D. Darnaedi and N. Murakami. 2001. Molecular systematics of the *Asplenium nidus* complex from Mt. Halimun National Park, Indonesia: Evidence for reproductive isolation amongthree sympatric *rbcL* sequence types. *Am. J. Bot.* 88: 1517-1522.

Visão Geral da Filogenia das Plantas Verdes

7

A palavra *planta* é geralmente usada para designar qualquer organismo eucarionte e autótrofo capaz de converter energia luminosa em energia química mediante o processo da fotossíntese. Mais especificamente, plantas produzem carboidratos a partir de dióxido de carbono (CO_2) e da água na presença de clorofila, no interior de organelas chamadas cloroplastos. Às vezes, o termo *planta* é ampliado para acomodar as formas autótrofas procariontes, especialmente a linhagem de bactérias conhecida como cianobactérias (ou algas azul-verdes). Muitos textos clássicos de botânica incluem em plantas até mesmo os fungos, os quais diferem enormemente das plantas verdes por serem organismos eucariontes heterótrofos que quebram matéria orgânica viva ou morta pela ação de enzimas e, então, absorvem os produtos dessa digestão. Os fungos parecem ser, na verdade, mais relacionados com os animais, outra linhagem de organismos heterótrofos caracterizada pela capacidade de movimentação e por ingerir outros organismos, digerindo-os internamente.

Neste capítulo, discutimos sucintamente a origem e a evolução das diversas linhagens evolutivas de plantas, tanto para familiarizar o leitor com estas importantes ramificações da árvore da vida como também para facilitar a caracterização da linhagem das plantas verdes em uma ampla perspectiva filogenética. O foco principal da discussão está na evolução das plantas verdes, enfatizando as diversas transições críticas dentro desse grupo e, mais especificamente, a origem das plantas terrestres (embriófitas), das plantas vasculares (traqueófitas), das plantas com sementes (espermatófitas) e das plantas com flores (angiospermas).

Embora o conhecimento sobre as plantas fósseis seja crítico para um entendimento mais completo sobre as mudanças evolutivas ocorridas nas plantas verdes, e apesar de citarmos no texto importantes registros fósseis, o foco da discussão está nos grupos atuais de plantas. No Capítulo 8, o leitor encontrará descrições detalhadas dos principais grupos atuais de plantas vasculares e plantas com sementes, bem como mais informações sobre a biologia dessas plantas. De forma similar, o Capítulo 9 está focado na apresentação dos atributos das principais linhagens de plantas com flores e nas suas relações filogenéticas.

Nosso objetivo neste capítulo é fazer um registro dos eventos evolutivos que culminaram no surgimento das angiospermas. Dessa forma, menor ênfase será dada a importantes linhagens como as clorófitas, os musgos, as licófitas e as samambaias e grupos relacionados. Em um contexto filogenético, poderíamos optar por "contar" a evolução das plantas verdes, culminando na evolução dos musgos, das cavalinhas (*Echisetum*) ou de qualquer outro grupo (O'Hara 1992); porém, decidimos relatar o caminho evolutivo até as angiospermas simplesmente porque a diversidade desse grupo é o foco desse livro.

Antes de prosseguirmos, é importante tecer um comentário sobre os nomes taxonômicos que serão utilizados neste capítulo. O conhecimento sobre as relações filogenéticas entre as principais linhagens de plantas ainda é incerto, e tal incerteza se reflete na existência de diversos sistemas de classificação discordantes. Muitas vezes, o mesmo nome tem sido usado para designar diferentes grupos. Por exemplo, o nome Chlorophyta é utilizado por alguns para designar todo o clado das plantas verdes, enquanto para outros esse nome denomina um ramo dentro das plantas verdes que engloba a maioria das tradicionais "algas verdes". Em outros casos, diferentes nomes têm sido usados para designar um mesmo grupo; por exemplo, as plantas verdes têm sido chamadas de Chlorophyta por alguns autores e de Viridiplantae por outros. De maneira geral, tais diferenças refletem as tentativas de vários autores em atribuir categorias taxonômicas a grupos que eles acreditavam ser consistentes. Todavia, como já explicitado anteriormente (ver Capítulo 2), a atribuição de categorias taxonômicas é, em essência, arbitrária, e reflete tipicamente a visão tradicional da comunidade de taxonomistas de maior relevância em uma determinada época. Assim, *taxa* incluídos em uma determinada categoria taxonômica (como classe, ordem ou família) não são necessariamente equivalentes quanto à idade, à diversidade de espécies ou à amplitude ecológica.

Outros problemas referem-se às mudanças em nosso conhecimento sobre filogenia. Progressos no discernimento sobre relações entre taxa quase sempre têm resultado na compreensão de que grupos tradicionalmente reconhecidos não correspondem, na verdade, a clados. Por exemplo, o nome Bryophyta tem sido aplicado há muito tempo para designar um grupo que inclui as hepáticas, os antóceros e os musgos. No entanto, estudos recentes têm demonstrado que esses grupos provavelmente não formam um clado, e o nome "briófitas" refere-se a um grado, ou grupo parafilético, na base das embriófitas (plantas terrestres).

Como enfatizaremos neste capítulo, o mesmo é verdade para diversos outros grupos tradicionais, incluindo "algas verdes", "plantas vasculares sem sementes", "gimnospermas" e "dicotiledôneas". Em alguns casos, é possível abandonar inteiramente esses nomes, mas em outros é tentador retê-los, tanto como nomes comuns para descrever algum tipo de informação (p. ex., o ciclo de vida das "briófitas") quanto para referir-se a um clado (p. ex., usar o nome "gimnospermas" para nomear um clado hipotético contendo apenas as espécies atuais de "plantas com sementes nuas").

Neste capítulo, optamos por não fazer referências a categorias taxonômicas. Em outras partes deste livro, os clados principais de plantas vasculares são referidos como ordens e famílias, e usaremos os mesmos nomes neste capítulo. De forma similar, alguns nomes de gêneros e espécies são adotados neste capítulo, quando necessário. Todavia, não consideramos importante, em nossa discussão sobre a filogenia de plantas vasculares, saber se um táxon é considerado uma classe ou uma ordem por um autor em particular.

No geral, a nossa escolha de nomes reflete nosso senso de quais destes são mais comumente usados na literatura, criando assim menos confusões para a compreensão do texto. Sempre que possível, optamos por nomes com terminações que não indicam categorias taxonômicas, especialmente a terminação *-fitas*, que significa simplesmente "plantas"*. Tentativas no sentido de criar um novo sistema de nomes para os principais clados de plantas vasculares estão em progresso atualmente (Cantino et al. 2007**), e algumas pequenas mudanças nomenclaturais foram efetuadas nesta edição para adequar-se a esta nova proposta. Ao longo deste livro, nós evitamos usar nomes que se refiram a grupos não-monofiléticos, mas sempre que usamos nomes assim (p. ex., para discutir o seu uso histórico) eles são mencionados entre aspas.

Eventos de endossimbiose

Os cloroplastos encontrados nos eucariontes são organelas endossimbióticas derivadas de cianobactérias. Essa hipótese sobre a origem dos plastídios é hoje fortemente sustentada com base tanto em evidência estrutural (p. ex., a forma e o número de suas membranas) quanto em estudos moleculares demonstrando que o DNA dos plastídios é mais intimamente relacionado ao encontrado em cianobactérias de vida livre do que o DNA nuclear da mesma célula vegetal.

A endossimbiose envolve reduções massivas no tamanho e no conteúdo genético do genoma plastidial a partir do genoma de cianobactérias de vida livre (Delwiche et al. 2004). Por exemplo, a cianobactéria de vida livre *Nostoc* possui um genoma total de 6.400 quilobases e mais de 6.500 genes, enquanto o cloroplasto de algas vermelhas possui apenas 190 quilobases e 250 genes. Os cloroplastos de algas verdes são ainda menores na maior parte dos casos conhecidos: cerca de 120 quilobases e 120 genes. Essa redução envolveu a perda completa de alguns genes e a transferência de outros para o núcleo celular (p. ex., Martin et al. 2002). Existem muito mais proteínas ativas no interior de um plastídio (de 500 a 5.000) do que genes, significando que algumas dessas proteínas são produzidas por genes localizados fora dos plastídios.

Quantos eventos endossimbióticos devem ter ocorrido? Evidências filogenéticas recentes são consistentes com a hipótese de um evento endossimbiótico principal único (Palmer 2003; Delwiche et al. 2004; Keeling 2004). Por exemplo, análises recentes da filogenia dos eucariontes (ver Baldauf et al. 2004) evidenciaram um clado contendo as viridófitas (plantas verdes), rodófitas (algas vermelhas) e glaucófitas, às vezes referido como o clado archaeplastida ou primoplantae (Figura 7.1). Tal resultado, em combinação com a organização e composição do genoma plastidial e a ocorrência de uma membrana dupla nos cloroplastos, sugere que um evento endossimbiótico primário ocorreu no ancestral comum desse clado. Nas glaucófitas, a parede celular das cianobactérias ainda envolve o plastídio, mas a parede foi perdida na linhagem que inclui as algas vermelhas e as plantas verdes.

* N. de T. No entanto, o leitor deverá ter presente que os autores utilizam outra nomenclatura nos Capítulos 8 e 9 (p. ex., gnetófitas no Capítulo 8 aparece como gnetales).

** N. de T. Cantino et al. (2007) Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophytes. Taxon 56 (3): 822-846.

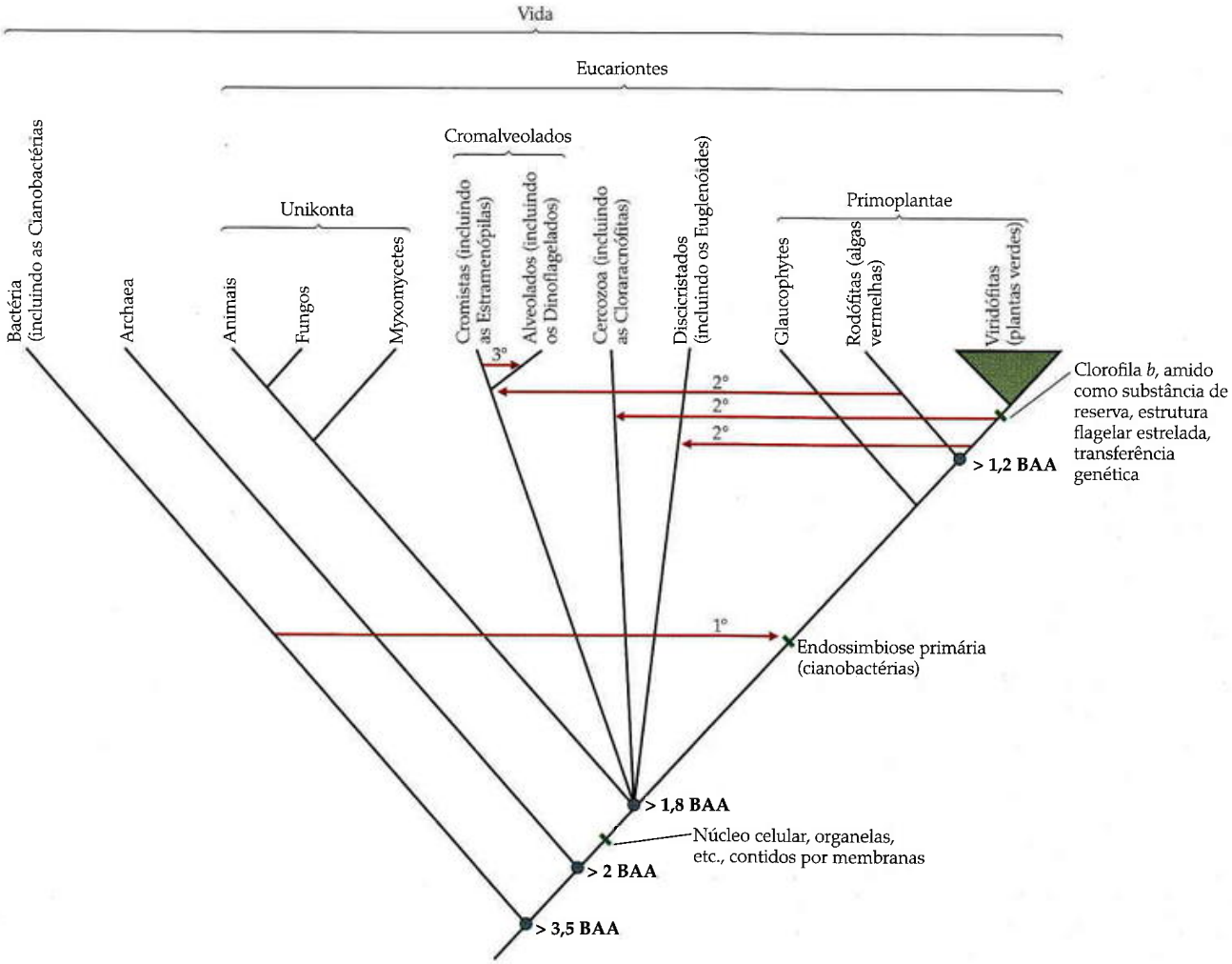


FIGURA 7.1 Árvore filogenética da vida, mostrando o posicionamento das plantas verdes (viridófitas) e diversas "algas" dentro dos Eucariontes, assim como caracteres diagnósticos para vários clados importantes. As setas vermelhas representam eventos de endossimbiose primários, secundários ou terciários. Uma hipótese recente para os Eucariontes coloca a sua raiz no ramo Unikonta, dessa forma separando um clado que possuía inicialmente um cílio de um clado que possuía inicialmente dois cílios. BAA, bilhões de anos atrás. (Adaptada de Baldauf et al. 2004.)

Os plastídios das algas vermelhas e das plantas verdes apresentam diferenças significativas (p. ex., na estrutura e nos mecanismos de captação de luz), o que permite supor com alto grau de certeza a existência de uma linhagem com plastídios vermelhos e outra com plastídios verdes (Delwiche et al. 2004; Keeling 2004). Essa distinção auxilia na identificação de eventos nos quais os plastídios foram adquiridos pela incorporação permanente de eucariontes ditos verdes ou vermelhos (ver Figura 7.1). As evidências indicam que os cloroplastos de algas vermelhas foram adquiridos a partir da endossimbiose secundária na base do clado cromalveolado, que inclui uma linhagem de cromistas contendo as algas marrons e diatomáceas, e uma linhagem alveolada contendo os dinoflagelados e os apicomplexas (como *Plasmodium*, o parasita da malária, que contém remanescentes de plastídios apigmentados). Eventos de endossimbiose secundária que envolvem a incorporação de algas verdes como fonte de suprimento energético possivelmente explicam a presença de cloroplastos em euglenóides (dentro de Discicritados) e em cloraracniófitas (dentro de Cercozoa). Os dinoflagelados apresentam uma mistura de diferentes tipos de plastídios, e o cloroplasto, em um de seus subgrupos, pode ter se originado a partir de um evento endossimbiótico terciário (Yoon et al. 2002).

"Algas" diversas

O termo *algas* é aplicado a uma ampla variedade de organismos aquáticos fotossintetizantes pertencentes a diversas linhagens não diretamente relacionadas umas às outras. Antes de apresentar uma breve descrição de alguns desses grupos principais de "algas", é importante discorrer rapidamente sobre a diversidade de ciclos de vida. Em humanos e outros animais, a fase diplóide do ciclo de vida é a dominante, sendo os gametas as únicas células haplóides (produzidas por meiose). Esse tipo de ciclo de vida ocorre também em plantas, mas muito raramente. Algumas plantas possuem ciclos de vida que são, em essência, o oposto do nosso: um organismo multicelular haplóide é a fase dominante e dá origem a gametas por mitose; o processo de singamia (fusão dos gametas) dá

origem a um zigoto diplóide que sofre meiose para gerar esporos haplóides. A maioria dos ciclos de vida de organismos autótrofos situa-se em uma condição intermediária entre estes dois extremos e apresenta o que é conhecido como **alternância de gerações** – ou seja, uma alternância entre uma fase multicelular haplóide (o gametófito) e uma fase multicelular diplóide (o esporófito).

As **algas vermelhas** (rodófitas) incluem cerca de 6.000 espécies, a maioria das quais habita ambientes marinhos tropicais, incluindo recifes de coral (Saunders e Homersand 2004). Além da clorofila *a*, as algas vermelhas possuem pigmentos acessórios chamados ficobilinas, que permitem sua sobrevivência em águas profundas, bem abaixo da superfície. Algumas poucas algas vermelhas são unicelulares, mas a maioria é filamentosa e se adere às rochas ou a outras algas (algumas são até mesmo parasitas). As células que compõem esses filamentos são conectadas entre si pelo citoplasma através de pontoações conspícuas. As algas vermelhas não possuem células motoras em nenhum estágio de seu desenvolvimento e, com freqüência, apresentam ciclos de vida extremamente complexos nos quais duas fases diplóides morfológica e ecologicamente distintas podem existir. Como mencionado anteriormente, esse grupo de algas pode ser o grupo-irmão das plantas verdes, sendo os seus cloroplastos originados de um evento de endossimbiose primária que antecedeu a divergência entre essas duas linhagens.

Os **cromalveolados** incluem os cromistas, que por sua vez incluem os estramenópilas, e também os alveolados, que compreendem os dinoflagelados (ver Figura 7.1). Os **estramenópilas** incluem as algas pardas e diatomáceas (e diversos outros grupos de algas), junto com os oomicetos, que já foram considerados anteriormente como fungos (Andersen 2004). O clado dos estramenópilas (às vezes chamado de Heterokonta) é caracterizado pela presença de células reprodutivas com dois tipos de flagelo: um tipo liso e em forma de chicote, e o outro em forma de grinalda, com diversos pêlos curtos ao longo de seu comprimento.

As **algas pardas** (feófitas) formam um clado contendo cerca de 2.000 espécies descritas de organismos predominantemente marinhos, muitos dos quais são conspícuos em regiões mais frias. Além das clorofilas *a* e *c*, possuem pigmentos carotenóides que dão a sua cor marrom característica. Todas as algas pardas são multicelulares, mas tal condição provavelmente evoluiu nos estramenópilas a partir de formas unicelulares. Muitas são filamentosas, porém algumas são bem grandes e apresentam uma diferenciação complexa do corpo em apressório, estipe, flutuadores e uma ou mais lâminas achatadas (estruturas fotossintetizantes). Algumas das maiores algas apresentam uma considerável diferenciação anatômica, e algumas células são até mesmo especializadas para o transporte de nutrientes. Os ciclos de vida das algas pardas incluem um amplo espectro de variação entre fases haplóides e diplóides morfologicamente similares e fases extremamente diferenciadas (geralmente com uma fase diplóide dominante). Em *Fucus* e outros gêneros relacionados, a fase haplóide multicelular foi completamente suprimida; nestes casos, a meiose gera gametas diretamente, assim como acontece nos animais.

Existem cerca de 6.000 espécies atuais de **diatomáceas** (bacilariófitas), e muitas mais espécies fósseis (cerca de 40.000). Devido à sua enorme diversidade ainda pouco conhecida (Norton et al. 2006), as diatomáceas podem ser consideradas os "insetos do mundo microbiano". As diatomáceas são organismos unicelulares (embora por vezes possam formar filamentos frouxos e aglomerados de células) encontrados em ambientes marinhos e também em água doce. Da mesma forma que as algas pardas, às quais são relacionadas, as diatomáceas possuem clorofila *a* e *c* e carotenóides, sendo a sua característica mais distintiva a presença de paredes celulares formadas por duas valvas silicosas com diferentes graus de ornamentação constituindo uma espécie de pequena caixa. Os flagelos estão ausentes, exceto em alguns gametas masculinos.

Os **alveolados** incluem os dinoflagelados, os ciliados e os apicomplexas (ver Figura 7.1) e são caracterizados pela presença de pequenos sacos aderidos à membrana plasmática (alvéolos) abaixo da superfície celular. Os **dinoflagelados** (Hackett et al. 2004) incluem cerca de 3.000 espécies descritas, encontradas tanto em água doce quanto salgada. Eles possuem dois flagelos localizados em depressões características localizadas entre as placas de celulose embebidas na parede celular, flagelos estes que fazem a célula girar rapidamente quando movimentados simultaneamente. Muitos dinoflagelados vivem em simbiose com outros organismos como corais, esponjas, lulas e bivalves gigantes. As formas simbióticas não possuem placas de celulose e são comumente denominadas zooxantelas. Esses organismos apresentam grande importância ecológica em recifes de corais; por exemplo, o fenômeno conhecido como branqueamento dos corais envolve a perda de zooxantelas. Outros dinoflagelados que produzem substâncias altamente tóxicas são responsáveis pelas "marés vermelhas" ou "florescimento explosivo de algas", que podem ter efeitos dramáticos em outros organismos.

Viridófitas (plantas verdes)

Conforme representado na Figura 7.2, as tradicionais "algas verdes" estão relacionadas com as plantas terrestres, e juntas formam um clado conhecido como **plantas verdes** (viridófitas). Esse clado inclui mais de 300.000 espécies descritas, ou cerca de um sexto de todas as espécies atuais na Terra. Evidências moleculares, incluindo dados de seqüenciamento de DNA (nuclear e de organelas) e características estruturais (como a transferência de determinados genes do cloroplasto para o núcleo), sustentam fortemente a monofilia das plantas verdes. Esse clado também é sustentado por diversas características químicas e morfológicas, como a perda de ficobilinas (presentes em cianobactérias, glaucófitas e algas vermelhas) e a produção de clorofila *b* (em adição à clorofila *a*). Todas as plantas verdes estocam carboidratos na célula na forma de grãos de amido, e suas células motoras possuem uma característica estrutura estrelada na base de cada um dos dois flagelos anteriores em forma de chicote.

A maioria das análises filogenéticas (p. ex., Karol et al. 2001) tem sustentado uma ramificação basal das plantas verdes em duas linhagens, as **clorófitas**, contendo a maioria das "algas verdes", e o clado das **estreptófitas**, que compreende as plantas terrestres e outras linhagens incluídas previamente nas "algas verdes" (ver Figura 7.2). Diversas linhagens de organismos unicelulares com paredes celulares distintamente escalonadas (chamadas de micromônades ou prasinófitas) estão situadas na base da árvore filogenética das plantas verdes, e uma destas, *Mesostigma*, parece ser o grupo-irmão das demais plantas verdes (Turmel et al. 2002) ou, mais freqüentemente, o grupo-irmão das estreptófitas (Kim et al. 2006).

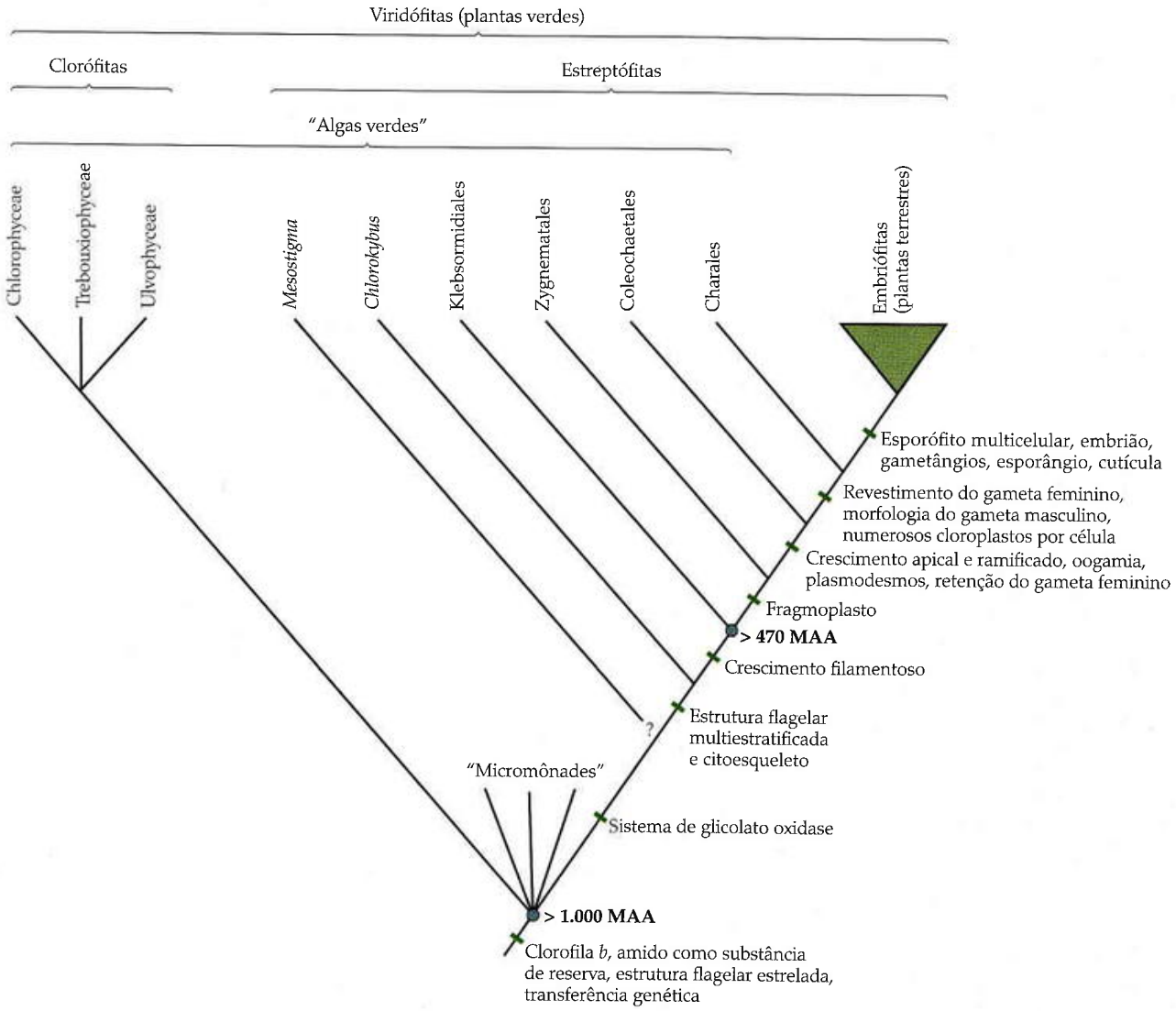


FIGURA 7.2 Filogenia das plantas verdes, mostrando a separação entre clorófitas e estreptófitas a relação entre algumas das tradicionais "algas verdes" com as embriófitas e os caracteres diagnósticos para os clados principais. MAA, milhões de anos atrás. (Adaptada de Karol et al. 2001 e Delwiche et al. 2004.)

Clorófitas

Dentro das clorófitas existem três clados fortemente sustentados (ver Figura 7.2): Chlorophyceae, Ulvophyceae e Trebouxiophyceae (Lewis e McCourt 2004). As relações entre esses clados permanecem incertas, porém a organização genética e outros caracteres moleculares sugerem que as ulvofíceas e as clorofíceas sejam grupos-irmãos (Pombet et al. 2005).

As **Chlorophyceae** compartilham um conjunto de características ultra-estruturais de difícil observação, como a rotação dos corpúsculos basais dos flagelos no sentido horário, mas têm sido fortemente sustentadas como um clado em diversos estudos moleculares. Nesse grupo, está incluída a linhagem de *Volvox* e gêneros relacionados, que compreende formas coloniais com progressivo grau de complexidade (desde 4 células em *Gonium* até 500-50.000 células nas colônias esféricas de *Volvox*). Tradicionalmente, presume-se que tais formas coloniais tenham derivado de células isoladas como as do organismo modelo *Chlamydomonas* (Figura 7.3A,B). Estudos recentes indicam que a história é, na verdade, mais complexa, com a origem independente de diversas linhagens de formas coloniais, talvez mesmo a partir de *Chlamydomonas*, que possui centenas de espécies.

As **Ulvophyceae** incluem diversas formas marinhas e são caracterizadas pela produção de células multinucleadas (Figura 7.3D-F). Em algumas destas, o corpo não possui paredes separando os núcleos, exceto nas células reprodutivas. Desse grupo faz parte o organismo modelo *Acetabularia* (Figura 7.3F).

Por fim, as **Trebouxiophyceae** contêm formas com esporos flagelados, porém a maior parte dos organismos é pequena e arredondada (forma esta que aparentemente evoluiu diversas vezes independentemente) e sem células motoras em nenhum estágio de seu desenvolvimento. Muitas das formas sem capacidade motora vivem em hábitats terrestres,

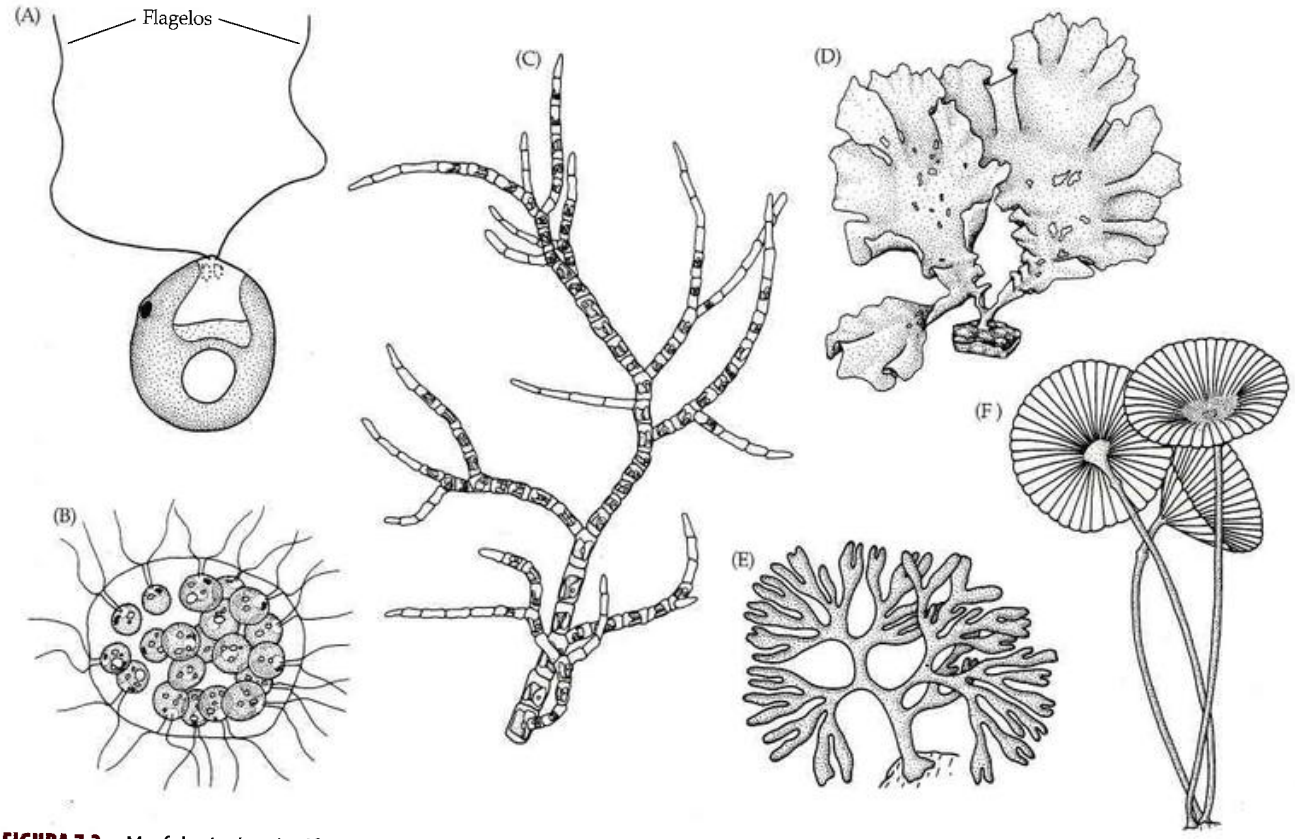


FIGURA 7.3 Morfologia das clorófitas. (A-C) Chlorophyceae: (A) *Chlamydomonas*, evidenciando os flagelos. (B) *Eudorina*, uma forma colonial volvocínea. (C) *Stigeoclonium*, uma forma filamentosa ramificada. (D-F) Ulvophyceae: (D) *Ulva*. (E) *Codium*, evidenciando o talo cenocítico diplóide. (F) *Acetabularia*. (Fonte: Scagel et al. 1969.)

geralmente associadas a fungos formadores de líquens ou animais invertebrados. A associação simbiótica entre algas e fungos formadores de líquens aparenta ser um fenômeno de múltipla ocorrência e que foi posteriormente perdida diversas vezes (Lutzoni et al. 2001).

Estreptófitas

A descoberta da linhagem das estreptófitas remonta ao final da década de 1960, quando minuciosos estudos ultra-estruturais da divisão celular revelaram pela primeira vez uma grande diferença na orientação dos microtúbulos do fuso entre os organismos que eram tradicionalmente classificados como "algas verdes" (Pickett-Heaps 1979; Mattox e Stewart 1984). Tais estudos mostraram que alguns desses organismos possuíam a mesma orientação do fragmoplasto encontrada nas plantas terrestres, na qual o fuso é orientado de forma perpendicular à formação da parede celular. Observações meticulosas revelaram que esse tipo de orientação do fragmoplasto ocorria nas algas carofíceas (ou "carófitas"): Coleochaetales e Charales. Esses organismos apresentam uma ampla variação quanto à forma de crescimento (incluindo formas ramificadas e eretas, como em *Chara* e *Nitella*, e formas achatadas, como em *Coleochaete*) e habitam ambientes de água fresca próximo às margens (Figura 7.4A-C). Como conseqüência dos estudos mais detalhados sobre esses organismos, surgiu a idéia de que eles eram mais proximamente relacionados às plantas terrestres do que às demais "algas verdes". Desde então ficou claro que diversas outras linhagens tradicionalmente incluídas nas algas verdes pertenciam, na verdade, ao clado das estreptófitas, incluindo Klebsormidiales e Zygnematales (Lewis e McCourt 2004). As Zygnematales são conhecidas como o grupo que inclui *Spirogyra* e gêneros relacionados (Figura 7.4D-E). Os seus representantes são comumente conhecidos como as algas verdes conjugadas, em referência a um tipo de reprodução sexuada que envolve a formação de uma conexão tubular entre as células de filamentos adjacentes, a passagem do protoplasto de uma célula para a outra e a eventual fusão dos núcleos formando um zigoto.

As relações filogenéticas entre os grupos de estreptófitas apresentadas na Figura 7.2 têm sido confirmadas por dados moleculares (Karol et al. 2001; Delwiche et al. 2004), incluindo caracteres estruturais como a transferência de genes do cloroplasto para o núcleo. Coleochaetales e Charales possuem algumas características funcionais importantes que são compartilhadas apenas com as plantas terrestres, como a presença de flavonóides e os precursores químicos de uma cutícula. A retenção do ovo e, em alguns casos, até mesmo do zigoto (depois da fertilização) no corpo da planta haplóide em Coleochaetales e Charales (Graham 1993) é um fator importante para compreender a evolução do ciclo de vida nas plantas terrestres.

Esses resultados filogenéticos tiveram enormes implicações para o nosso entendimento sobre a evolução das plantas

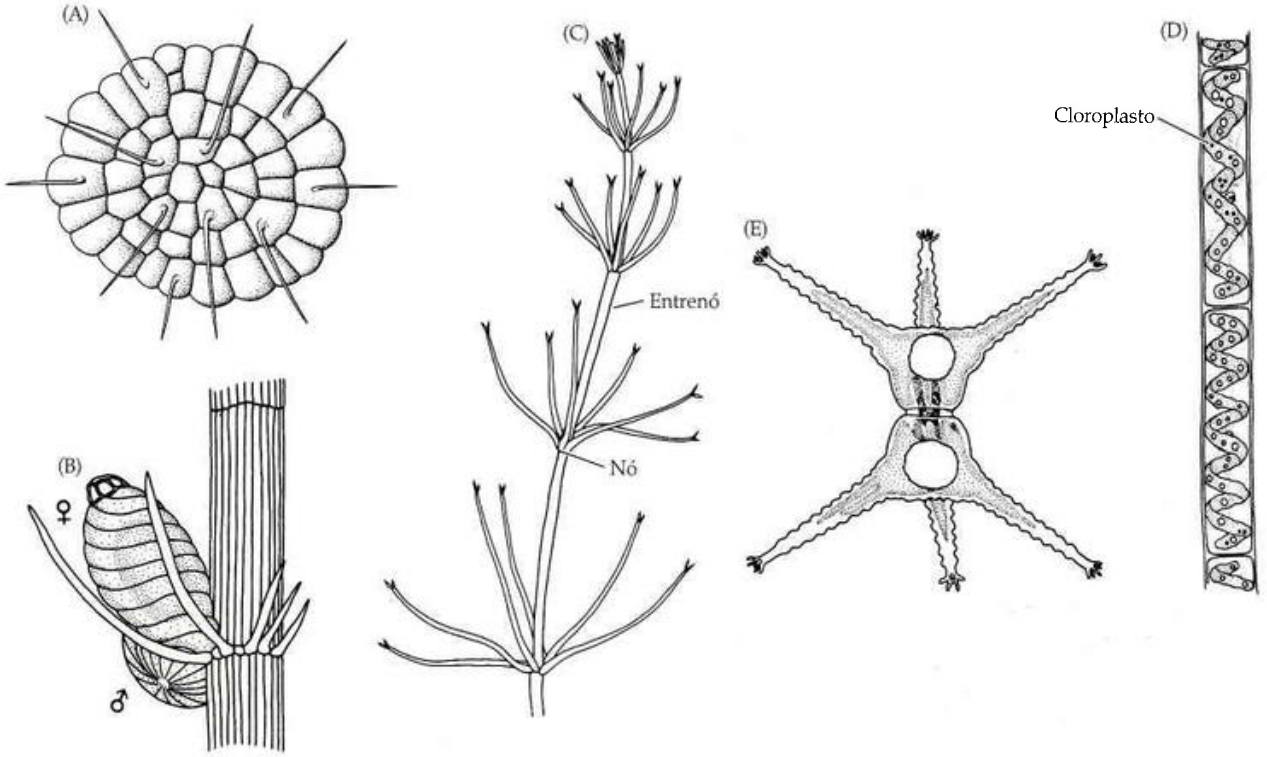


FIGURA 7.4 Morfologia das estreptófitas basais. (A) *Coleochaete*, evidenciando um talo haplóide em forma de disco, com setas. (B, C) Charales: (B) *Chara*, evidenciando um nó com uma estrutura portadora de gametas femininos (acima) e de gametas masculinos (abaixo). (C) Hábito de *Nitella*, evidenciando a arquitetura de nós e entrenós. (D, E) Zygnematales: (D) *Spirogyra*, forma filamentosa evidenciando os cloroplastos helicóides. (E) *Staurastrum*, um desmídeo unicelular formando duas hemicélulas que representam a imagem espelhada uma da outra. (A extraída de Taylor e Taylor 1993; B-E extraídas de Scagel et al. 1969.)

verdes. Primeiramente, eles sugerem que a multicelularidade surgiu de forma independente repetidas vezes. Como já foi salientado, a forma dos volvocíneos está relacionada a uma estratégia de vida na qual as células agregam-se na forma de colônias. As maiores colônias possuem conexões citoplasmáticas e divisões de tarefas, com algumas células especializadas na reprodução. Outras clorófitas formam corpos filamentosos ou membranáceos e parenquimatosos de tamanho ainda maior (como a alface do mar, *Ulva*, e gêneros relacionados), apresentando uma integração morfológica ainda mais complexa e a diferenciação funcional de grupos celulares. As Ulvolphyceae seguiram um caminho evolutivo distinto com a formação de células multinucleadas, às vezes formando filamentos, e outras (como *Codium*) formando um talo a partir do enrolamento desses filamentos. Por fim, a multicelularidade evoluiu separadamente na linhagem das estreptófitas. Muitas Zygnematales são filamentosas, e formas parenquimatosas (com as células adjacentes conectadas por plasmodesmas) são encontradas nas linhagens de carofíceas e nas plantas terrestres.

As primeiras linhagens a se diversificarem dentro das plantas verdes também apresentam diferenças significativas quanto ao ciclo de vida. A alternância de gerações haplóides (gametófitos) e diplóides (esporófitos) similares (como em *Ulva*) é um fenômeno bastante comum. Por outro lado, *Codium* apresenta um ciclo de vida como o dos seres humanos, no qual os gametas são as únicas células haplóides. Nas linhagens de carofíceas, as plantas são haplóides, e a única célula diplóide no ciclo de vida é o zigoto, resultado da fertilização de um gameta feminino grande e imóvel por um gameta masculino menor e móvel.

Embriófitas (plantas terrestres)

As plantas terrestres são ilustradas como oriundas de um único ancestral comum na Figura 7.2, uma descoberta que é fortemente sustentada por evidência molecular e morfológica (Kenrick e Crane 1997a,b; Karol et al. 2001; Wolf et al. 2005; Qiu et al. 2006). As plantas terrestres também são denominadas embriófitas, porque possuem um embrião de duração variada, que constitui o esporófito jovem. É mais adequado usar o termo *Embriophyta*, ou embriófitas, do que plantas terrestres para designar esse grupo, pois diversas linhagens de algas (p. ex., algumas Trebouxiophyceae) colonizaram independentemente (embora de forma menos conspícua) o ambiente terrestre. Além do embrião, as embriófitas são caracterizadas pela produção de um esporófito multicelular, pelas estruturas reprodutivas também multicelulares (gametângios e esporângios), pela presença de uma cutícula e pelos esporos com paredes espessadas e com cicatrizes ou marcas triletes características (ver Figura 7.7A).

Tradicionalmente, as embriófitas têm sido classificadas em dois grandes grupos: briófitas e plantas vasculares. Existem três linhagens principais de briófitas – hepáticas, musgos e antóceros – que serão apresentadas brevemente nos próxi-

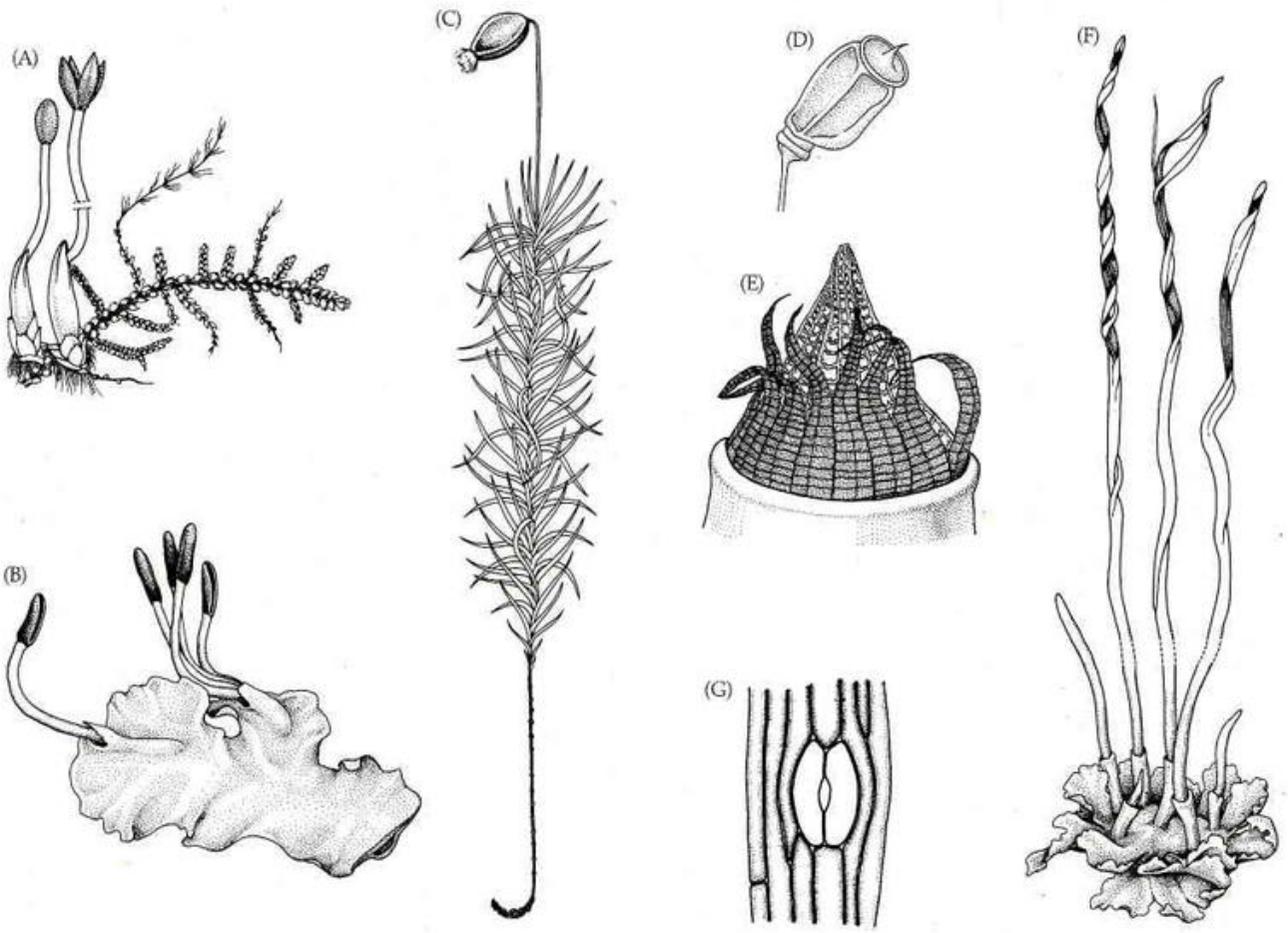


FIGURA 7.5 Morfologia das embriófitas basais ("briófitas"). (A, B) Hepáticas: (A) Uma hepática foliácea, *Lepidozia reptans*, evidenciando a deiscência dos esporângios por quatro valvas. (B) Porção de uma hepática talosa, *Monoclea forsteri*, evidenciando os esporângios com deiscência longitudinal. (C-E) Musgos: (C) Hábito de *Dawsonia superba*, evidenciando o gametófito folhoso e ereto, e esporófito não ramificado com esporângio terminal. (D) Esporângio (cápsula) de um musgo antes de sua abertura. (E) Ápice do esporângio deiscente de *Fontinalis antipyretica*, evidenciando os dentes do peristômio. (F, G) Antóceros: (F) Hábito de *Phaeoceros laevis*, evidenciando o gametófito taloso e o esporófito com esporângios deiscentes. (G) Estômato com células-guarda, da parede do esporângio de *Anthoceros*. (A-B, D-G extraídas de Scagel et al. 1969; C extraída de Barnes 1998.)

mos parágrafos (ver também Shaw e Goffinet 2000; Shaw e Renzaglia 2004). Como veremos, as evidências indicam cada vez mais a parafilia das "briófitas" em relação às plantas vasculares (ver Figura 7.6).

Hepáticas

Existem cerca de 8.000 espécies atuais de **hepáticas**, que podem ter uma forma talosa ou, mais comumente, folhosa (Figura 7.5A,B). Diferentemente dos musgos e dos antóceros, as hepáticas não possuem estômatos, embora algumas espécies tenham poros na epiderme sem células-guarda verdadeiras. As hepáticas também não possuem uma massa colunar de tecido estéril (columela) no esporângio, que está presente nos musgos, antóceros e nas primeiras linhagens a divergirem nas plantas vasculares. Esse conjunto de características das hepáticas tem sido interpretado como ancestral nas embriófitas.

A reprodução sexuada das hepáticas envolve a formação de anterídios produtores de anterozóides e arquegônios portando oosferas. A fase esporofítica, com o seu esporângio terminal, é consideravelmente pequena e inconspícua. A cápsula do esporângio abre-se tipicamente por quatro valvas, e células estéreis e higroscópicas entre os esporos (elatérios) podem ajudar na sua dispersão.

Musgos

Os musgos são, provavelmente, o grupo de "briófitas" mais conhecido e diversificado, com cerca de 10.000 espécies. O gametófito folhoso e ereto é a fase dominante no ciclo de vida dos musgos (Figura 7.5C). O esporófito, por sua vez, forma uma estrutura talosa simples e não-ramificada com um esporângio (ou cápsula) terminal (Figura 7.5D). Os esporos haplóides, produzidos por meio da meiose, são liberados pelo esporângio; tipicamente, a deiscência do esporângio ocorre pela abertura de uma tampa ou opérculo.

Quando um esporo germina, ele adquire uma forma chamada protonema, que se assemelha a um filamento de alga verde. O protonema produz um ou mais gametófitos folhosos

e verticais, que por fim produzem os anterozóides e oosferas nos anterídios e arquegônios, respectivamente. A fusão dos gametas gera um zigoto que se desenvolve em um embrião a partir de divisões mitóticas sucessivas e, posteriormente, em um esporófito maduro.

A análise das relações filogenéticas entre os musgos tem freqüentemente sustentado a hipótese de que *Sphagnum* está posicionado próximo à base da árvore e que *Andreaea* e alguns poucos gêneros relacionados também formam um clado de divergência precoce no grupo (ver Kenrick e Crane 1997a; Qiu et al. 2006). O enigmático gênero *Takakia*, considerado uma hepática até a descoberta recente de sua geração esporofítica, aparenta estar relacionado a *Sphagnum*. O esporângio de *Andreaea* se abre por quatro fendas longitudinais, e o de *Takakia*, por uma fenda helicoidal única, em contraste com o opérculo em forma de tampa presente na grande maioria dos musgos. O opérculo, na maior parte dos musgos, é geralmente caracterizado pela presença de uma fileira distinta de estruturas dentiformes que, em conjunto, constituem o peristômio (Figura 7.5E).

Antóceros

Existem poucas espécies atuais de antóceros, cerca de 100 (Figura 7.5F,G), encontradas em menor freqüência do que espécies de musgos e hepáticas. Uma provável característica derivada desse grupo inteiramente taloso é a presença de um meristema na base da cápsula do esporófito. A atividade desse meristema explica o crescimento vertical e contínuo da cápsula, que é particularmente desenvolvida em alguns grupos (p. ex., *Anthoceros*).

Relações filogenéticas entre as embriófitas

Análises filogenéticas das plantas terrestres baseadas em uma amostragem representativa de espécies têm demonstrado que as "briófitas" são parafiléticas. Todavia, as relações entre os seus grupos constituintes ainda são incertas. Análises morfológicas que precederam os estudos filogenéticos baseados em dados moleculares sustentavam uma divergência inicial das hepáticas em relação às demais "briófitas" (Figura 7.6A) e posicionavam os musgos como o grupo-irmão das plantas vasculares (Mishler e Churchill 1985). Sob essa óptica, os estômatos são considerados uma novidade evolutiva ligando os antóceros, os musgos e as plantas vasculares, excluindo as hepáticas. De forma complementar, os hidróides e os leptóides, células especializadas presentes no caule dos musgos (tanto no gametófito quanto no esporófito em algumas espécies), foram interpretados como precursores das células condutoras de água e nutrientes das plantas vasculares. Tanto musgos como plantas vasculares apresentam esporófitos que crescem em tamanho a partir de divisões celulares em um meristema

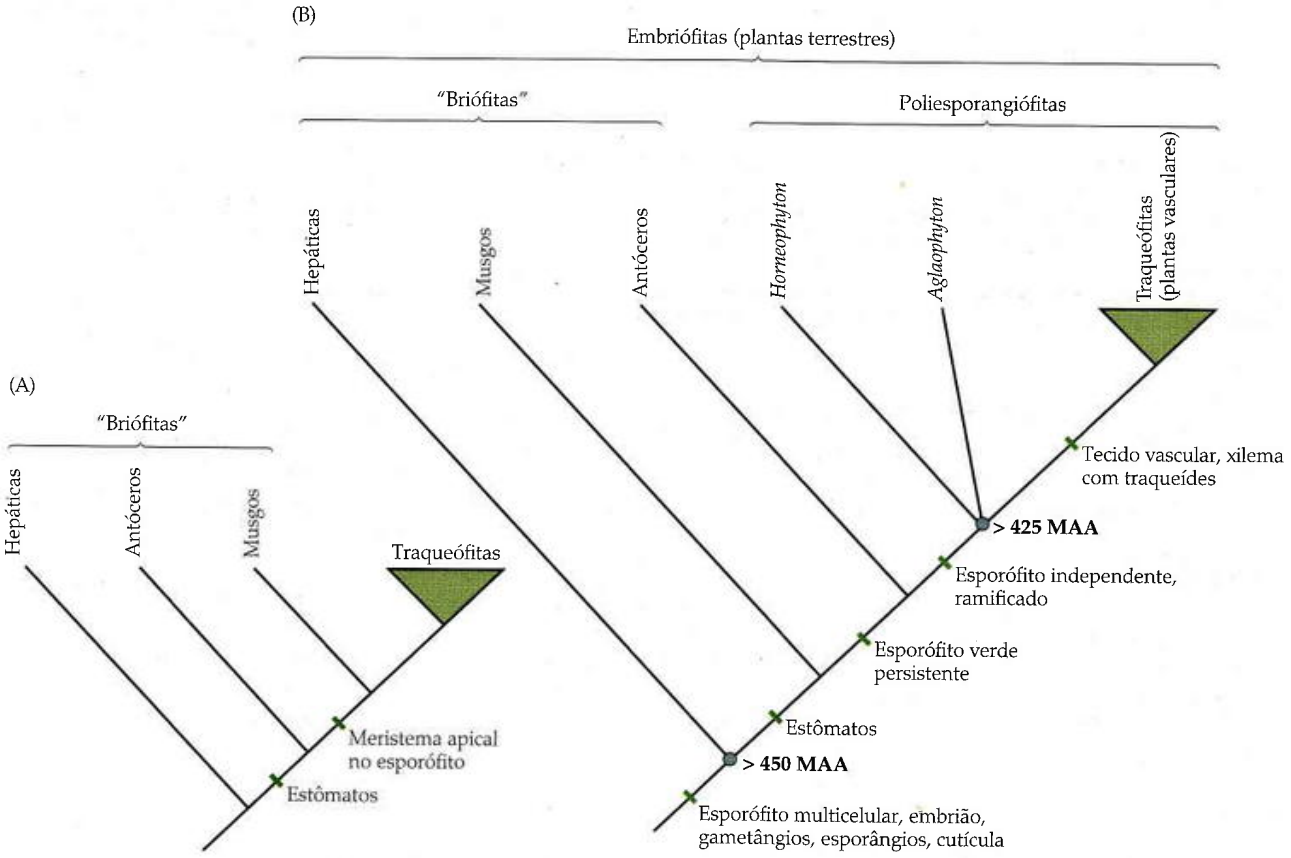


FIGURA 7.6 Relações filogenéticas na base das embriófitas (plantas terrestres), mostrando os caracteres que distinguem os principais clados, sob duas hipóteses alternativas sobre como as linhagens de briófitas (hepáticas, musgos e antóceros) estão relacionadas às plantas vasculares. MAA, milhões de anos atrás. (A, adaptada de Mishler e Churchill 1985; B, adaptada de Qiu et al. 2006.)

apical, e as primeiras plantas vasculares possuíam gametófitos eretos, da mesma forma que os musgos.

Diversos estudos moleculares recentes, no entanto – de forma isolada ou combinados a uma variedade de caracteres ultra-estruturais (especialmente da ultra-estrutura do anterozóide) – têm sugerido hipóteses alternativas. Em algumas árvores filogenéticas, os antóceros aparecem como grupo-irmão das demais plantas terrestres atuais, e um clado contendo as hepáticas e musgos é sustentado como o grupo-irmão das plantas vasculares (p. ex., Renzaglia et al. 2000). Análises mais recentes (p. ex., Qiu et al. 2006) dão suporte à filogenia ilustrada na Figura 7.6B, na qual as hepáticas formam o grupo-irmão das demais embriófitas e os antóceros constituem o grupo-irmão das plantas vasculares. Tal hipótese é consistente com a uma única origem dos estômatos, embora os hidróides e leptóides dos musgos sejam, por conseqüência, não homólogos com os traqueídes e as células crivadas das plantas vasculares (Ligrone et al. 2000) e a haste do esporófito dos musgos provavelmente não seja homóloga com o caule das plantas vasculares (Kato e Akiyama 2005).

Transição para o ambiente terrestre

O conhecimento filogenético permite compreender melhor a origem de diversas adaptações cruciais para a sobrevivência no ambiente terrestre (Graham 1993; Waters 2003). A cutícula e a esporopolenina (presente na espessa parede dos esporos) aparentam ser respostas evolutivas para evitar a dessecação. A troca gasosa é facilitada pela existência de pequenos poros na epiderme ou por estômatos genuínos, com células-guarda que podem abrir ou fechar de acordo com as condições do ambiente e, dessa forma, regular a perda de água. Os flavonóides auxiliam na absorção dos raios ultravioleta, altamente danosos. Um sistema de glicolato carboxilase atua na inibição da fixação do dióxido de carbono pelo oxigênio, presente em quantidades maiores no ar do que na água. As primeiras plantas terrestres provavelmente dependiam de relações simbióticas com fungos para obter nutrientes do solo, sendo que relações desse tipo têm sido documentadas nas principais linhagens de "briófitas" e também de plantas vasculares (nas quais elas são onipresentes). Os precursores de várias dessas adaptações podem ser encontrados entre as Coleochaetales e Charales, que assim aparentam ter sido pré-adaptadas para fazer a transição para o ambiente terrestre (Graham 1993).

O conhecimento da parafilia das tradicionais "algas verdes" e das "briófitas" tem auxiliado sobremaneira na compreensão da origem do ciclo de vida característico das plantas terrestres, ocorrendo a alternância das gerações gametofítica e esporofítica, ambas multicelulares (Graham 1993). Em Coleochaetales e Charales, a oosfera é retida na planta parental haplóide, enquanto em *Coleochaete* o zigoto (o único estágio diplóide) também permanece na planta parental até sofrer a divisão meiótica que dará origem aos esporos haplóides. Uma inovação-chave na linhagem que deu origem às carofíceas e embriófitas foi o estabelecimento do transporte de nutrientes entre as fases haplóide e diplóide por um tecido placentar de transferência (Graham e Wilcox 2000). O ciclo de vida das plantas terrestres é provavelmente derivado de uma condição ancestral similar a atualmente encontrada nas carofíceas, a partir de um simples atraso na divisão meiótica e interpolação de uma fase multicelular diplóide por uma série de divisões mitóticas do zigoto.

Nas embriófitas, a oosfera – e, depois da fertilização, o embrião – é protegida por uma estrutura multicelular chamada arquegônio, enquanto o anterozóide é produzido e protegido por uma estrutura multicelular chamada anterídio. Inicialmente, a geração gametofítica era a dominante, como ainda pode ser observado nas hepáticas, nos antóceros e nos musgos atuais, enquanto o esporófito permanecia ligado e era nutricionalmente dependente do gametófito (embora tal dependência seja um pouco menor nos antóceros; Qiu et al. 2006). Em plantas vasculares, o esporófito torna-se dominante e nutricionalmente independente, processo este associado a uma redução no tamanho do gametófito (Kenrick e Crane 1997a,b).

Tais descobertas nos permitem estimar o tempo transcorrido entre os principais eventos evolutivos em embriófitas (ver Figuras 7.1, 7.2 e 7.6). As plantas verdes possivelmente originaram-se há um bilhão de anos, talvez mais, e as suas principais linhagens já existiam durante o Pré-Cambriano (Heckman et al. 2001). Uma variedade de clorófitas fósseis foi encontrada datando do Cambriano (cerca de 550 milhões de anos atrás), assim como fósseis bem preservados de Ulvophyceae secretoras de muco, incluindo organismos relacionados à *Acetabularia*. As "carófitas" (na forma de Charales calcificadas) não aparecem no registro fóssil até o Siluriano médio, porém a disseminação das plantas terrestres no ambiente terrestre provavelmente iniciou-se no Ordoviciano médio, há cerca de 470 milhões de anos (Wellman et al. 2003; Sanderson 2003). Esporos dessa mesma época também foram encontrados (e possivelmente até de períodos anteriores, no Cambriano), às vezes na forma de tétrades ou díades (pacotes de quatro ou dois, respectivamente), similares aos encontrados em formas atuais de hepáticas. Pequenos fragmentos de cutícula e estruturas tubulares de origem vegetal do Ordoviciano também são conhecidos, e esporos individuais com as características marcas triletes das plantas vasculares (Figura 7.7A) datados do Siluriano inferior já foram coletados. Com base nessas evidências, é provável que hepáticas, musgos, antóceros e plantas vasculares já existissem no Ordoviciano superior. Em algum momento posterior, no início do Siluriano médio, macrofósseis bem preservados representativos da linhagem de plantas vasculares têm sido achados. A ocupação do ambiente terrestre estava em pleno andamento nesse período.

Traqueófitas (plantas vasculares)

As primeiras plantas terrestres eram pequenas e estruturalmente muito simples. No caso particular da linhagem das plantas vasculares, o esporófito consistia basicamente em um caule dicotomicamente ramificado, inicialmente com o tamanho de uma caixa de fósforos, e com os esporângios (o local de produção dos esporos haplóides via divisões meióticas) formados no ápice dos ramos (Figura 7.7B,C). Tais plantas não possuíam folhas ou raízes. Em alguns casos (p. ex., *Aglaophyton*, conhecido anteriormente como *Rhynia*, da região do "Rhynie chert", na Escócia), o estado de preservação dessas plantas é espetacular, sendo possível discernir muitos detalhes anatômicos, como estômatos, esporos e tecido vascular no interior do caule. Esses fósseis revelaram que as primeiras **poliesporangiófitas** – plantas com esporófitos ramificados – não possuíam células condutoras de água especializadas (**traqueídes**) no tecido do xilema e, dessa forma,

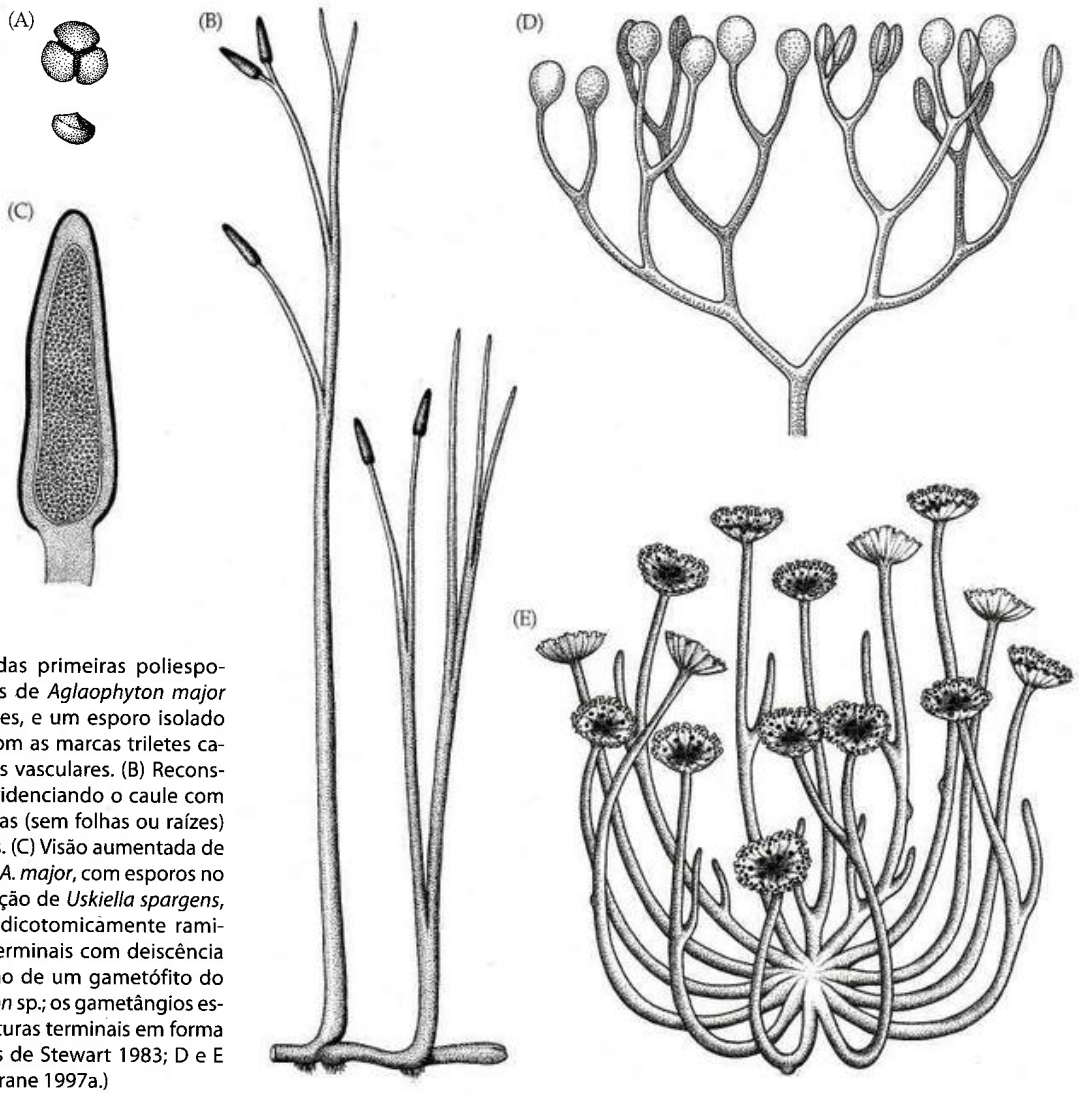


FIGURA 7.7 Fósseis das primeiras poliesporangiófitas. (A) Esporos de *Aglaophyton major* organizados em tétrades, e um esporo isolado de paredes espessas com as marcas triletes características das plantas vasculares. (B) Reconstituição de *A. major*, evidenciando o caule com ramificações dicotômicas (sem folhas ou raízes) e esporângios terminais. (C) Visão aumentada de esporângio terminal de *A. major*, com esporos no interior. (D) Reconstituição de *Uskiella spargens*, evidenciando o caule dicotomicamente ramificado e esporângios terminais com deiscência distal. (E) Reconstituição de um gametófito do Devoniano, *Sciadophyton* sp.; os gametângios estão presentes nas estruturas terminais em forma de disco. (A-C extraídas de Stewart 1983; D e E extraídas de Kenrick e Crane 1997a.)

dependiam da pressão de turgor para permanecerem eretas (Kenrick e Crane 1997a). Células condutoras de água verdadeiras evoluíram em algum momento posterior e caracterizam as plantas vasculares verdadeiras: as **traqueófitas** ou **Tracheophyta**.

Traqueídes são células alongadas com paredes espessadas e mortas na maturidade. No ponto em que um traqueíde conecta com o seguinte, existem aberturas características, ou pontuações; todavia, um campo primário de pontoação (parede celular primária) permanece intacto nessa área, e a água deve atravessá-lo no seu movimento de passagem de uma célula à outra. Os traqueídes das primeiras traqueófitas eram de um tipo distinto, no qual a parede celular apresentava apenas uma camada bem fina, resistente à deterioração (proteção conferida pela lignificação das fibras de celulose). Paredes celulares com uma maior resistência à deterioração caracterizam um clado mais interno, que comporta todas as plantas vasculares atuais (Kenrick e Crane 1997a). Nessas espécies, traqueídes fortemente lignificados permitem uma condução de água mais eficiente e fornecem sustentação interna, permitindo que as plantas cresçam consideravelmente em altura.

Em anos recentes, meticulosos estudos paleobotânicos revelaram que alguns fósseis antigos de plantas terrestres são na realidade gametófitos haplóides portando anterídios e arquegônios, aparentemente em plantas separadas (Remy et al. 1993; Taylor et al. 2005). Esses organismos fósseis são notáveis devido a seu grande tamanho, porte ereto e presença de ramificações, que de certa forma assemelham-se à fase esporofítica do ciclo de vida (Figura 7.7E). Tal achado resultou na visão de que os primeiros membros da linhagem de plantas vasculares exibiam gerações haplóides e diplóides bastante similares. Assim, comparando com os grupos de "briófitas", parece que tanto a geração gametofítica quanto a esporofítica eram complexas no início.

Esse conhecimento nos permite reconstruir, com alguma certeza, a seqüência de eventos que originou o ciclo de vida das plantas vasculares atuais. Tal ciclo inclui uma dramática redução na fase gametofítica e um aumento notável de complexidade estrutural da fase esporofítica. Nas primeiras plantas vasculares, o gametófito era nutricionalmente independente do esporófito, uma condição retida ainda hoje nas linhagens das samambaias e licófitas. Conforme prosseguia a

evolução das plantas com sementes, no entanto, o gametófito tornou-se mais e mais reduzido e, por fim, ficou completamente dependente do esporófito.

Neste contexto, os grupos de "briófitas" (especialmente os musgos) e as plantas vasculares parecem ter explorado diferentes mecanismos para aumentar o número de esporos produzidos por evento de fertilização (Mishler e Churchill 1985). Nos musgos, o acréscimo na produção de esporos se deve à existência de um estágio filamentoso (o protonema) com capacidade de produzir numerosos gametófitos folhosos e não ramificados, cada um destes portando um único esporófito não ramificado com um esporângio terminal. Na linhagem das plantas vasculares, em contraste, o número de esporângios foi aumentado pela ramificação do esporófito, sendo que cada ápice caulinar possui o potencial de originar um esporângio terminal.

Que fatores podem ter favorecido a elaboração da fase esporofítica em detrimento da fase gametofítica (que se tornou progressivamente especializada para a reprodução sexuada)? Uma hipótese sugere que os organismos diplóides estão melhor protegidos contra mutações deletérias do que os organismos haplóides. Todavia, uma hipótese alternativa defende que o esporófito não sofre restrições para aumentar em tamanho (o que era vantajoso na competição por luz e que também pode ter aumentado o potencial de dispersão de esporos), enquanto o gametófito é dependente da água para a fertilização, uma vez que o gameta masculino deve deslocar-se em um meio líquido para alcançar a oosfera.

As relações filogenéticas entre as principais linhagens de plantas vasculares atuais são ilustradas na Figura 7.8. A árvore apresentada nessa figura é baseada em evidências tanto moleculares quanto morfológicas, sendo a maioria das linhagens fortemente sustentada (Doyle 1998; Pryer et al. 2004a). A divergência basal, que ocorreu do Devoniano inferior ao médio (antes de 400 milhões de anos atrás), separou um clado contendo a linhagem das licófitas modernas de outro clado, denominado eufilófitas, que incluiu as demais linhagens atuais de plantas vasculares. Essa divergência é marcada por um número considerável de características morfológicas. Uma característica notável é a presença de gametas masculi-

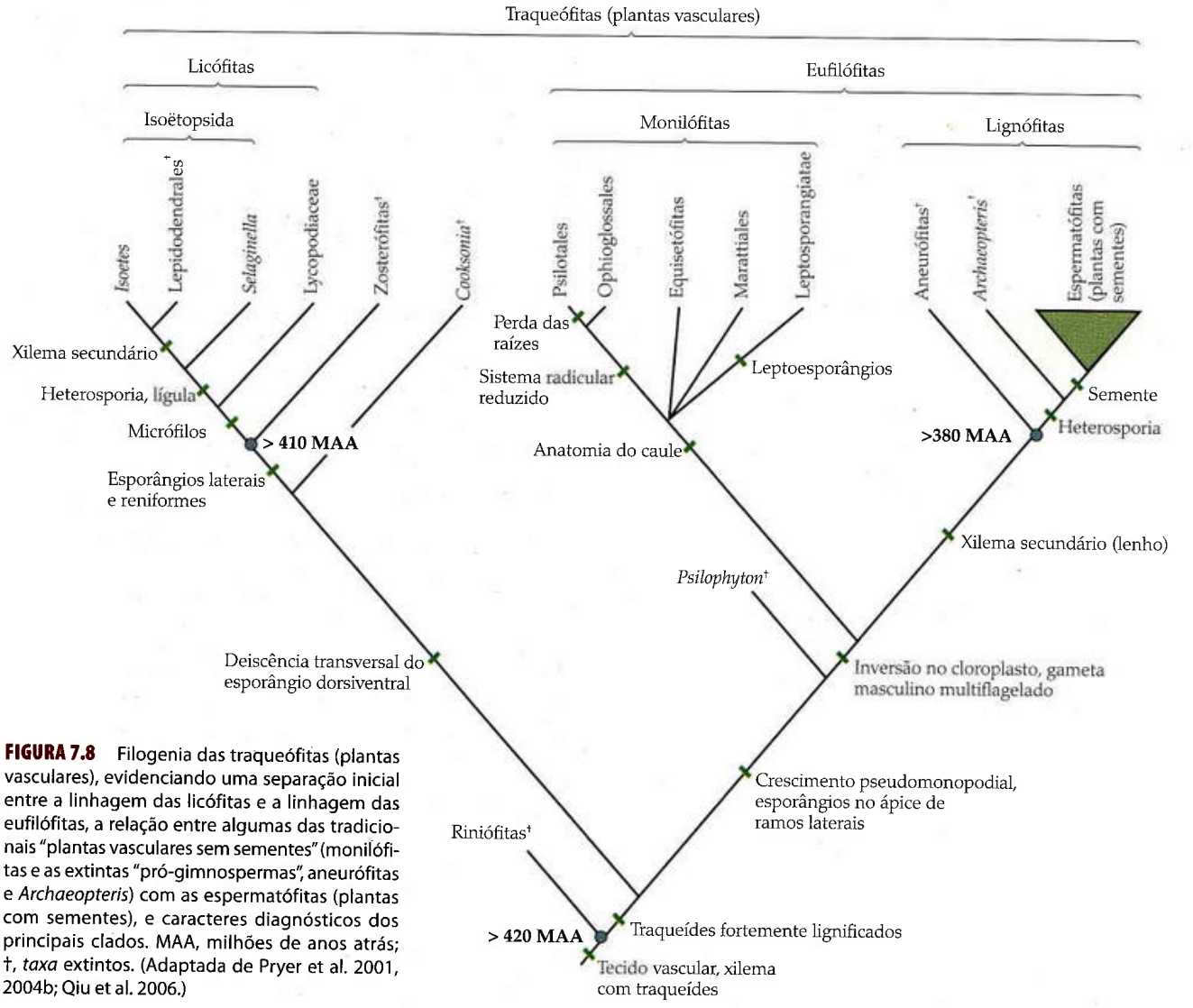


FIGURA 7.8 Filogenia das traqueófitas (plantas vasculares), evidenciando uma separação inicial entre a linhagem das licófitas e a linhagem das eufilófitas, a relação entre algumas das tradicionais "plantas vasculares sem sementes" (monilófitas e as extintas "pró-gimnospermas", aneurófitas e *Archaeopteris*) com as espermatófitas (plantas com sementes), e caracteres diagnósticos dos principais clados. MAA, milhões de anos atrás; †, *taxa* extintos. (Adaptada de Pryer et al. 2001, 2004b; Qiu et al. 2006.)

nos multiflagelados nas eufilófitas, em oposição aos gametas biflagelados das linhagens de briófitas e licófitas (exceto em *Isoetes* e *Phylloglossum*, nos quais gametas multiflagelados evoluíram independentemente). Além disso, uma forte evidência molecular dessa divisão inicial é a presença de uma inversão de 30 quilobases no DNA de cloroplasto exclusivamente nas eufilófitas modernas (Raubeson e Jansen 1992; Wolf et al. 2005).

Licófitas

A linhagem que inclui as **licófitas** atuais, ou **Lycopodiophyta** (Lycophyta) (Figuras 7.8 e 7.9A-C; ver também as Figuras 8.1 e 8.2), apareceram no registro fóssil logo após o surgimento das primeiras plantas vasculares. As licófitas são caracterizadas pela posição lateral, pelo formato reniforme e pela deiscência transversal dos esporângios. Os **micrófilos** (pequenas folhas com uma única nervura) são exclusivos dessa linhagem (possivelmente a partir de esporângios laterais modificados), assim como ramos dicotomicamente ramificados. Durante o período Carbonífero, as licófitas eram particularmente diversas e abundantes, dominando as margens de áreas brejosas nas terras baixas tropicais (Bateman et al. 1998). Os remanescentes dessas plantas são o principal componente dos depósitos de carvão.

Algumas licófitas, como *Lepidodendron*, eram árvores de grande porte, nas quais o crescimento secundário permitiu um aumento em circunferência (Figura 7.9D). Os caules dessas plantas eram recobertos de micrófilos, que deixavam as bases foliares típicas observadas em fósseis (Figura 7.9E). Essas plantas também desenvolveram o assim denominado sistema radicular "stigmariano", um sistema provavelmente derivado de rizomas e no qual as raízes adventícias organizadas em espiral seriam folhas modificadas. Os padrões de crescimento dessas plantas de grande porte ainda são pouco conhecidos, mas é provável que elas aumentassem lentamente em tamanho em um primeiro momento (durante o estabelecimento do sistema radicular), crescessem em seguida de forma rápida e possivelmente morressem após a formação dos estróbilos (estruturas cônicas) no ápice de todos os ramos simultaneamente (Philips e DiMichele 1992; ver também Donoghue 2005).

Existem atualmente cerca de 1.200 espécies de licófitas pertencentes a diversas linhagens principais (ver Figuras 7.8 e 7.9). Espécies rizomatosas de *Huperzia* e *Lycopodium* são comumente encontradas nas florestas do Hemisfério Norte. Essas plantas e seus parentes tropicais são homosporadas, pois produzem apenas um tipo de esporo que dá origem a um gametófito bissexuado capaz de produzir gametas masculinos e femininos.

As outras licófitas atuais (*Selaginella*, *Isoetes*) são heterosporadas, pois produzem tanto micrósporos, que dão origem aos gametófitos masculinos, quanto macrósporos, que dão origem aos gametófitos femininos. Os *taxa* heterosporados formam um clado (Isoëtopsida; ver Figura 7.8) que também é sustentado pela associação entre uma prega ou tecido foliar (a lígula) e o lado adaxial da base foliar.

Selaginella (ver Figura 7.9F-I), com aproximadamente 700 espécies, é um gênero bastante diversificado nos trópicos, onde muitas espécies crescem como epífitas. *Isoetes*, com cerca de 150 espécies, é o único remanescente atual de um clado que inclui as licófitas gigantes do Carbonífero, embora o gênero possa ter derivado de plantas dessa linhagem que nunca alcançaram o tamanho de *Lepidodendron* e outros gêneros com grandes árvores. *Isoetes* reteve o câmbio vascular e alguma atividade de crescimento secundário e possui raízes adventícias que lembram as destas grandes árvores extintas (Figura 7.9J).

Eufilófitas

A linhagem que inclui as **eufilófitas** modernas, ou **Euphyllophyta** (ver Figura 7.8), é caracterizada pela diferenciação entre o eixo principal e os ramos laterais (crescimento pseudomonopodial), um importante padrão de crescimento observado pela primeira vez em uma variedade de fósseis do Devoniano conhecidos como trimerófitas (Figura 7.10A; ver Donoghue 2005). De acordo com a "teoria do teloma" (Zimmermann 1965), os **megáfilos** (as folhas grandes características das eufilófitas) são derivados de sistemas de ramos laterais achatados. Essa derivação envolveu o achatamento dos ramos e sua posterior reticulação para formar a lâmina foliar. Tudo leva a crer que as folhas evoluíram independentemente, e por diferentes processos, nas licófitas e nas eufilófitas. Mesmo dentro das eufilófitas, é possível que megáfilos laminares tenham-se originado independentemente repetidas vezes (p. ex., nas samambaias, equisetófitas e nas plantas com sementes), em cada caso pela ação de um meristema localizado na margem do órgão em desenvolvimento (Boyce e Knoll 2002).

As eufilófitas atuais estão organizadas em dois clados principais (ver Figura 7.8): o das plantas com sementes (**espermatófitas** ou **Spermatophyta**) e um clado que inclui diversas linhagens de "samambaias", as cavalinhas e as Psilotales (**monilófitas** ou **Monylophyta**). Essa nova visão das relações entre as eufilófitas é sustentada tanto por caracteres morfológicos quanto por caracteres moleculares de genes nucleares e do cloroplasto (Pryer et al. 2004b; Rothwell e Nixon 2006). São reconhecidas cinco linhagens principais dentro das monilófitas, cada uma discutida brevemente a seguir: (1) samambaias leptosporangiadas (Leptosporangiatae), (2) Marattiales, (3) Ophioglossales, (4) Psilotales e (5) equisetófitas (ver também Capítulo 8).

O nome *samambaia* tem sido tradicionalmente aplicado aos membros de três dessas linhagens: Leptosporangiatae, Marattiales e Ophioglossales. As plantas desses grupos são superficialmente similares pela presença de folhas grandes (muitas vezes bastante divididas) e frondosas que se abrem a partir de um báculo (vernação circinada). As três linhagens são tradicionalmente divididas em dois grupos com base na estrutura e no desenvolvimento dos esporângios. As Marattiales (Figura 7.10B,C) e as Ophioglossales são chamadas de samambaias eusporangiadas, pois parecem ter preservado a condição ancestral em que o esporângio desenvolve-se a partir de muitas células iniciais e apresenta uma parede com mais de uma célula de espessura quando plenamente desenvolvido. Esporângios desse tipo tendem a conter um grande número de esporos haplóides na maturidade. Por outro lado, as samambaias leptosporangiadas possuem um tipo derivado de desenvolvimento no qual o esporângio é formado a partir de uma única célula inicial e possui uma parede com uma célula de espessura na maturidade. Esses

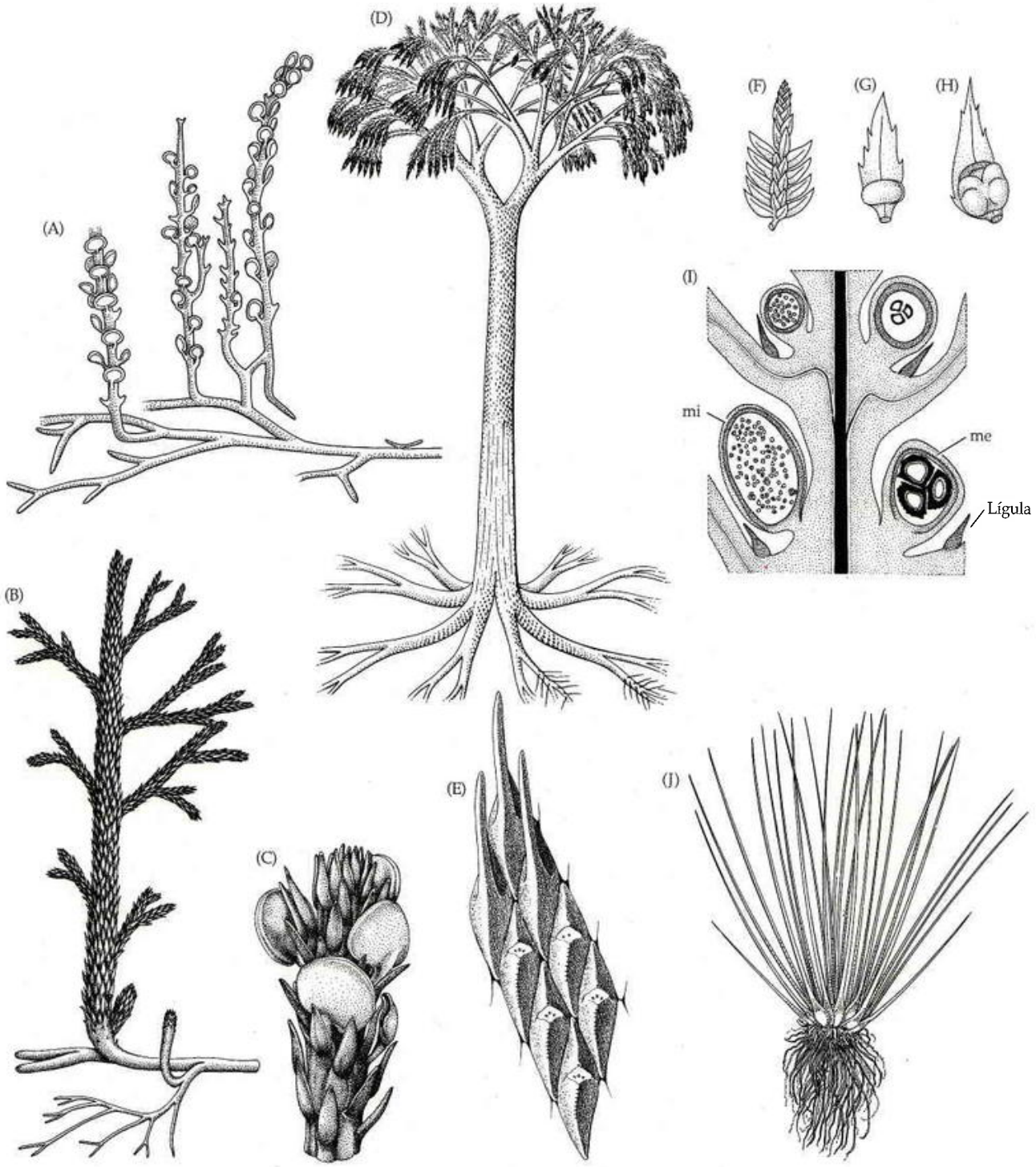


FIGURA 7.9 Morfologia das licófitas e *taxa* relacionados. (A) Reconstituição da espécie extinta *Zosterophyllum deciduum*, evidenciando o rizoma prostado portando ápices eretos e sem folhas com esporângios reniformes laterais. (B) Reconstituição da espécie extinta *Asteroxylon mackiei*, evidenciando os caules eretos e dicotomicamente ramificados recobertos por micrófilos, assim como os eixos semelhantes a raízes. (C) *A. mackiei*, evidenciando parte de eixo fértil com esporângios reniformes de deiscência transversal. (D) Reconstituição de uma espécie extinta de *Lepidodendron* sp., evidenciando o sistema "radicular" dicotomicamente ramificado, o tronco massivo com ramificação dicotômica no ápice e os estróbilos terminais. (E) Porção da superfície do caule de *Lepidodendron* sp., evidenciando três micrófilos aderidos e as cicatrizes deixadas pela abscisão de cinco outros. (F) Ápice do ramo de *Selaginella*, evidenciando os micrófilos e um estróbilo terminal. (G) Microsporângio de *Selaginella* na axila de um microsporófilo. (H) Megasporângio de *Selaginella* na axila de um megasporófilo. (I) Corte longitudinal de um estróbilo de *Selaginella harrisiana*, evidenciando um megasporângio (me) com quatro grandes megásporos, um microsporângio (mi) com diversos micrósporos pequenos, e lígulas. (J) Hábito de *Isoetes bolanderi*, evidenciando as folhas e raízes. (A e J extraídas de Kenrick e Crane 1997a; B, C e I extraídas de Stewart 1983; D e E extraídas de Gifford e Forster 1989; F-H extraídas de Barnes 1998.)

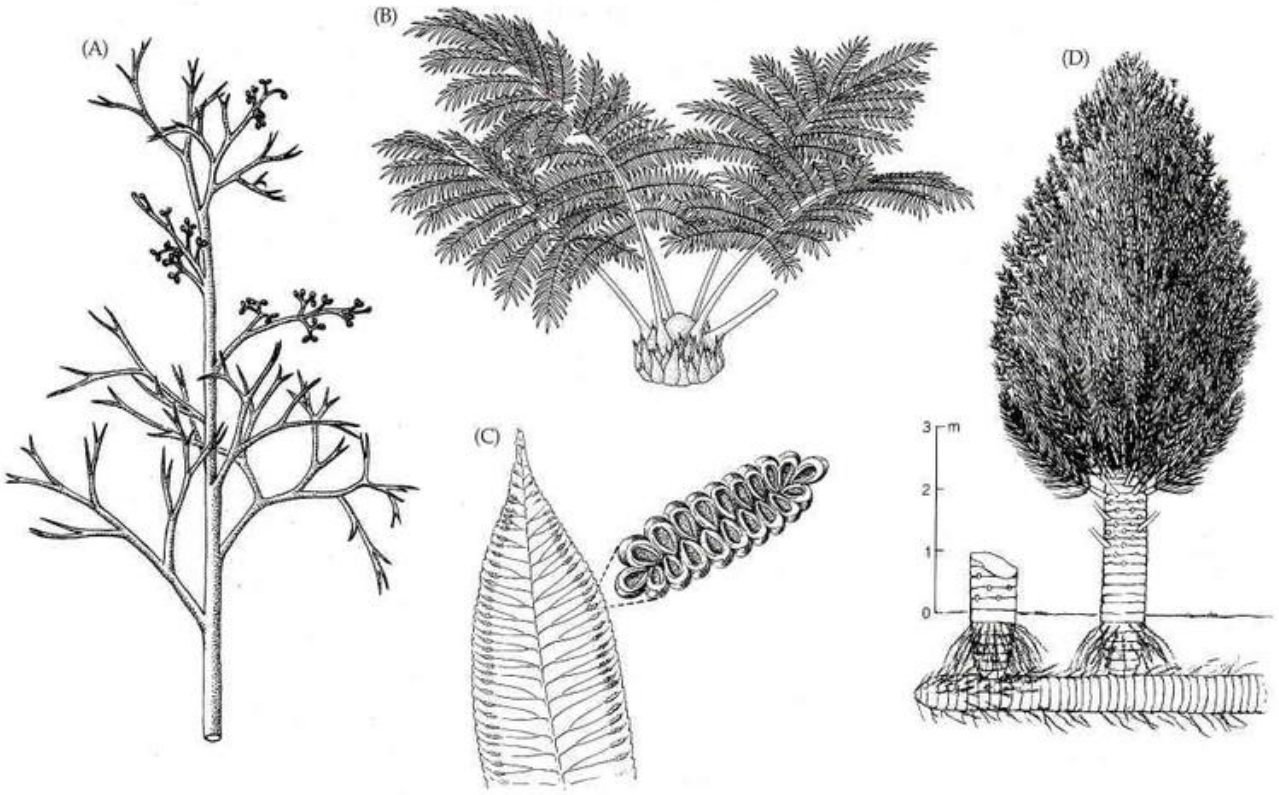


FIGURA 7.10 Morfologia de diversas eufilófitas. (A) A trimerófita extinta *Psilophyton forbesii*, mostrando o crescimento pseudomonopodial (diferenciação entre um tronco principal e ramos laterais). (B) Folhas grandes e arqueadas de *Angiopteris* (Marattiales). (C) Superfície abaxial (inferior) de um folíolo fértil de *Angiopteris*, evidenciando um aglomerado de esporângios. (D) Representação esquemática de uma equisetófita arbórea extinta, *Calamites*, mostrando o rizoma robusto e os troncos altos, eretos e ramificados. (A extraída de Stewart 1983; B extraída de Barnes 1998; C e D extraídas de Gifford e Forster 1989.)

leptosporângios nascem em um pedúnculo distinto e possuem uma estrutura característica chamada de **ânulo**, que consiste em uma fileira de células com as paredes internas espessadas e as paredes externas mais finas (ver Figura 8.13). Os leptosporângios da maioria das espécies contêm um número relativamente pequeno e constante de esporos haplóides (p. ex., 16, 32, 64), que são ejetados do esporângio por um mecanismo acionado por mudanças no teor de umidade das células do ânulo.

Provavelmente as monilófitas mais comuns são as **leptosporangiadas**, das quais existem atualmente cerca de 12.000 espécies (ver Figuras 8.4 e 8.8-8.19). Muitas dessas plantas possuem folhas altamente fendidas, do tipo que comumente associamos às samambaias. Todavia, a forma da folha é extremamente variável nesse grupo, sendo que algumas espécies possuem folhas simples e inteiras. Os esporângios são tipicamente produzidos em pequenos aglomerados chamados **soros** na face abaxial das folhas. Os soros são freqüentemente cobertos por um tecido ou prega chamado **indúsio**, embora o mesmo não ocorra em algumas espécies. A estrutura e a posição dos soros e dos indúsios variam consideravelmente entre os diferentes grupos de samambaias, sendo tal variação normalmente considerada em tratamentos taxonômicos (ver Capítulo 8). Os gametófitos das samambaias são em geral pequenos e em forma de coração, com os arquegônios dispostos próximo ao sulco desse "coração", e os anterídios, entre rizóides característicos. A estrutura do gametófito, no entanto, apresenta uma considerável variação, e em algumas samambaias ele é até mesmo filamentoso.

Dentro da linhagem leptosporangiada, estudos morfológicos e moleculares recentes identificaram diversos clados dignos de nota (Pryer et al. 2004b; Smith et al. 2006). Osmundaceae aparece como o grupo-irmão das demais leptosporangiadas, corroborando as sugestões iniciais baseadas no desenvolvimento do esporângio (esporângios não agrupados em soros, ânulo rudimentar, esporos numerosos). Outro clado inclui as samambaias arbóreas (Cyatheaceae), e outro contém todas as samambaias heterosporadas aquáticas (distribuídas em Marsileaceae e Salviniaceae). Embora as samambaias aquáticas sejam consideravelmente diferentes umas das outras (p. ex., *Salvinia* e *Azolla* possuem pequenas folhas flutuantes e *Marsilea* possui folhas que lembram um trevo de quatro folhas; ver Figura 8.9), a existência de fósseis com características intermediárias entre estas duas formas reforça a monofilia do grupo (Rothwell 1999).

As **Marattiales**, plantas de distribuição predominante nos trópicos úmidos, tendem a apresentar frondes grandes e pinadas, com esporângios de paredes espessadas distribuí-

dos em aglomerados característicos (às vezes fusionados) na superfície abaxial (ver Figura 7.10B,C). Existem cerca de 150 espécies atuais nesse clado, a maioria destas pertencentes aos gêneros *Angiopteris* e *Marattia*, porém o grupo apresenta amplo registro fóssil, e representantes extintos (especialmente *Psaronius*) eram componentes importantes da flora de áreas pantanosas no Carbonífero. De forma consistente com a sua relativa homogeneidade morfológica, as Marattiales parecem ter uma taxa de evolução molecular lenta (Soltis et al. 2002).

As **Ophioglossales** (com cerca de 80 espécies) são caracterizadas pelas frondes divididas em uma porção vegetativa achatada (ou segmento estéril) e um segmento fértil portador de esporângios (ver Figura 8.6). Essa organização peculiar parece ter sido derivada de um sistema de ramificação dicotômica. Os gametófitos são estruturas subterrâneas, aclorofiladas e tuberosas associadas com um tipo de fungo endofítico.

As **Psilotales**, ou **psilófitas**, incluem cerca de 15 espécies pertencentes aos gêneros *Psilotum* (de ampla distribuição) e *Tmesipteris* (restrito à Austrália e às ilhas do Pacífico Sul) (ver Figura 8.5). Devido ao padrão de caules dicotomicamente ramificados de seu corpo vegetal, as psilófitas têm sido tradicionalmente interpretadas como os últimos remanescentes das primeiras plantas vasculares. Uma teoria alternativa, baseada principalmente na forma de seus gametófitos subterrâneos associados com fungos, sugere que as psilófitas são samambaias leptosporangiadas estruturalmente simplificadas (possivelmente relacionadas à Gleicheniaceae; Bierhorst 1977). Estudos moleculares recentes têm demonstrado, com relativo grau de certeza, que nenhuma dessas hipóteses está correta (Pryer et al. 2001, 2004b). Segundo tais estudos, as Psilotales aparentam ser mais relacionadas às Ophioglossales, com as quais compartilham similaridades quanto à estrutura dos gametófitos, à redução (ou perda) de raízes e ao desenvolvimento e posição dos esporângios. Sob esse ponto de vista, as folhas reduzidas e a ausência de raízes verdadeiras seriam condições derivadas nas psilófitas.

Existem hoje apenas 15 espécies de **equisetófitas**, ou cavalinhas, todas pertencentes ao gênero *Equisetum* (ver Figura 8.7). As equisetófitas possuem caules articulados e ocos, com projeções longitudinais conspícuas onde as células epidérmicas possuem sílica depositada em sua superfície. As folhas são geralmente reduzidas a pequenas escamas e dispostas de forma verticilada em cada nó. Os esporos haplóides são produzidos em esporângios, ligados ao lado inferior de esporangióforos peltados e agrupados em estróbilos no ápice dos caules. Embora as equisetófitas modernas sejam homosporadas, há controvérsias se os gametófitos possuem ou não sexos separados. Alguns gametófitos produzem inicialmente apenas anterídios e outros apenas arquegônios; no entanto, as formas femininas tornam-se bissexuais posteriormente. As equisetófitas apresentam muitos fósseis, facilmente identificáveis pela arquitetura peculiar do caule. Da mesma forma que as licófitas, estavam presentes no Devoniano, mas tornaram-se pronunciadamente mais abundantes e diversificadas no Carbonífero, quando diversas espécies possuíam folhas muito maiores, heterosporia e hábito arbóreo bem desenvolvido (Figura 7.10D). A posição das equisetófitas dentro das monilófitas permanece incerta (Pryer et al. 2004a).

Espermatófitas (plantas com sementes)

As **espermatófitas**, ou **Spermatophyta**, são indubitavelmente a linhagem mais diversificada das plantas vasculares, com cerca de 270.000 espécies atuais. Grande parte dessa diversidade está concentrada em apenas um subclado: as plantas com flores, ou angiospermas. Evidências morfológicas sustentando a monofilia das espermatófitas incluem a presença de sementes, mas também o fato de que todas as grandes linhagens atuais do grupo compartilham (pelo menos ancestralmente) a produção de lenho (xilema secundário) por meio da atividade de um meristema secundário chamado câmbio vascular. Outra característica vegetativa digna de nota deste clado é o padrão de ramificação axilar, em contraste com o padrão de ramificação dicotômico desigual presente nas demais eufilófitas.

Principais características das espermatófitas

Para compreender o que é a semente, é preciso entender como esta estrutura evoluiu (ver Figura 7.11C-E). As plantas com sementes estão inseridas dentro de uma linhagem caracterizada pela homosporia (apenas um tipo de esporo, gametófitos bissexuados). Um passo crítico para o surgimento da semente foi a evolução da heterosporia: a produção de dois tipos de esporos (micrósporos e megásporos), que produzem dois tipos de gametófitos (masculino, ou microgametófito, que produz gametas masculinos; e feminino, ou megagametófito, que produz um ou mais gametas femininos).

A heterosporia evoluiu várias vezes em diferentes linhagens de plantas vasculares, incluindo as licófitas, as samambaias leptosporangiadas, as equisetófitas e a linhagem que inclui as plantas com sementes (Bateman e DiMichele 1994). Em vários desses casos, a evolução da heterosporia foi seguida por uma redução no número de megásporos funcionais. Na linha evolutiva que levou às plantas com sementes, o número de megásporos foi reduzido a apenas um pelo aborto de todas, com exceção de uma das quatro células haplóides resultantes de uma única divisão meiótica. O megásporo sobrevivente ficou então retido no interior do megasporângio e prosseguiu seu desenvolvimento formando um gametófito dentro do esporo (desenvolvimento endospórico). Por fim, o megasporângio é envolvido por um tecido estéril do esporófito chamado de tegumento (ver Figura 7.11D), exceto por uma pequena área que permanece aberta no ápice, denominada micrópila. Em outras plantas com sementes que não angiospermas, a micrópila serve como área de entrada para um ou mais grãos de pólen, que são por sua vez micrósporos dentro dos quais o gametófito masculino se desenvolveu.

Para facilitar a compreensão desse processo, é importante analisar a seqüência de eventos que resultam na formação de sementes maduras em uma planta como uma cicadácea ou pinheiro. Dentro do óvulo (semente jovem) ocorre uma divisão meiótica simples dentro do megasporângio gerando quatro células haplóides, das quais três degeneram e uma se desenvolve em megásporo, dando origem a um gametófito feminino no seu interior. Ao final de seu desenvolvimento, o gametófito feminino pode conter milhares de células, com uma ou mais oosferas diferenciadas e próximas à extremidade micropilar da semente. Os micrósporos são produzidos em microsporângios, que podem estar presentes na mesma planta (monoicia) ou em indivíduos separados (dioicia).

Um ou mais grãos de pólen são transportados para as proximidades da micrópila – provavelmente pelo vento nas primeiras plantas com sementes. Em muitos casos, uma gota de líquido (gotícula de polinização) é exsudada para a superfície externa da micrópila, que carrega consigo os grãos de pólen a ela aderidos quando se retrai. Um grão de pólen germina e libera um gametófito masculino tubular, que por fim lança os gametas nas proximidades da oosfera. Nas Cycadales e ginkgoáceas modernas (discutidas na página 171), o tubo polínico é haustorial, ramificando-se lentamente através da parede do megasporângio, e dois anterozóides grandes e multiflagelados são por fim produzidos. Nas demais linhagens de plantas com sementes, um par de gametas masculinos imóveis é liberado diretamente no gametófito feminino pelo tubo polínico. Após a fertilização, o zigoto diplóide desenvolve-se em um esporófito embrionário, e o gametófito feminino serve de tecido nutritivo para este.

A segunda característica principal das plantas com sementes é a produção de lenho, ou xilema secundário, que permite o desenvolvimento de um tronco substancial juntamente com um mecanismo de regeneração da cobertura externa do caule – a periderme. Compreender como o lenho é produzido requer um conhecimento básico sobre o modo de desenvolvimento das plantas vasculares. Elas crescem em tamanho a partir da atividade de meristemas primários apicais presentes nas terminações de cada ramo e raiz. Esses meristemas apicais são providos de células indiferenciadas que sofrem divisões mitóticas, deixando como produto células derivadas que se diferenciam em todos os tipos celulares que compõem o corpo vegetal. Os meristemas apicais caulinares são também locais de formação das novas gemas e folhas.

Algumas das células produzidas pelo meristema apical se diferenciam, dentro do caule, em fileiras de tecidos distintos que funcionarão como tecido vascular. Dentro das fileiras, ou feixes vasculares, ocorre a diferenciação do xilema primário, voltado para o interior do caule, e do floema primário, voltado para a periferia do caule. Entre o xilema e o floema permanece uma camada de células indiferenciadas chamada de câmbio vascular. Este atua como um meristema secundário, produzindo novas células tanto para o interior quanto para a periferia do caule, que então se diferenciam em novas células do xilema (como os traqueídes) e do floema (como as células crivadas).

Os tecidos que são produzidos a partir da atividade do câmbio vascular são denominados xilema e floema secundários, respectivamente. Novas camadas de xilema secundário são produzidas anualmente, formando o lenho, composta de células mortas e de paredes espessadas que são bastante rígidas e resistentes à decomposição. O floema secundário não aumenta significativamente em espessura porque suas células não possuem paredes espessadas como as do xilema. Além disso, as células do floema devem permanecer vivas para desempenhar sua função de transportar carboidratos e nutrientes ao longo do corpo vegetal.

É interessante notar que, em contraste ao câmbio bifacial das plantas com sementes, as licófitas gigantes e a maioria das equisetófitas do Carbonífero provavelmente possuíam câmbio unifacial, produzindo xilema secundário para o interior do caule, mas nunca floema secundário. Elas também não possuíam a habilidade de aumentar substancialmente o tamanho do anel cambial, e, como conseqüência, a produção de lenho em tais plantas era bastante limitada (p. ex., Cichan e Taylor 1990). Os detalhes da função do câmbio nessas plantas propiciaram uma variedade de formas de crescimento e estratégias de vida bastante incomuns quando comparadas com as atuais plantas com sementes (Donoghue 2005).

Evolução inicial das espermatófitas

Após a apresentação de alguns dados sobre as sementes e o lenho, discutiremos brevemente a origem e evolução inicial das plantas com sementes (Figura 7.11 e 7.12; ver também Figura 7.8). Nosso conhecimento sobre os eventos mais importantes neste processo está grandemente fundamentado nos registros fósseis bem preservados de plantas denominadas "pró-gimnospermas" e "samambaias com sementes" do Devoniano e começo do Carbonífero (Figura 7.11A,B).

É importante relembrar que a diferenciação em um tronco principal e ramos laterais é uma característica que já havia surgido na linhagem das eufilófitas. A presença de plantas com troncos desenvolvidos, com lenho bastante similar em detalhes estruturais ao encontrado nas coníferas modernas, já foi relatada para *Archaeopteris*, uma "pró-gimnosperma" do fim do Devoniano. O seu tronco era conectado a sistemas de ramificação grandes e frondosos portando diversas folhas pequenas (Figura 7.11A). Descobriu-se também que *Archaeopteris* era heterosporada, embora não desenvolvesse sementes.

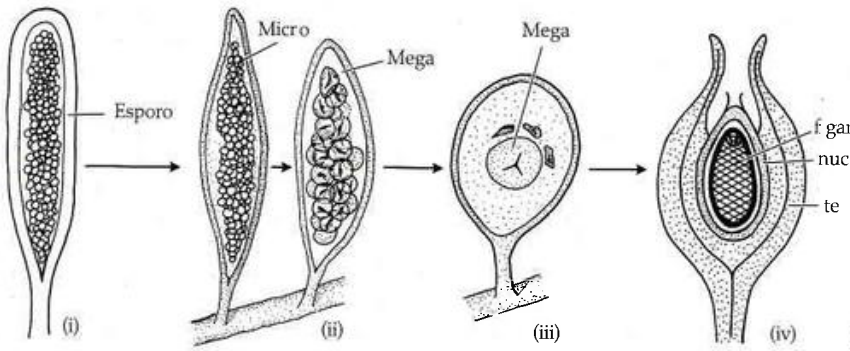
A reconstrução acurada e o posicionamento filogenético de *Archaeopteris* e outras "pró-gimnospermas", como *Aneurophyton* (Beck 1981, 1988), foi fundamental no estabelecimento de que tanto a heterosporia quanto a produção de lenho precederam a evolução da semente. O clado contendo as plantas com sementes mais as "pró-gimnospermas" é chamado de **lignófitas** (ou **Lignophyta**) (Doyle e Doyle 1986), em referência à produção de lenho (ver Figura 7.8).

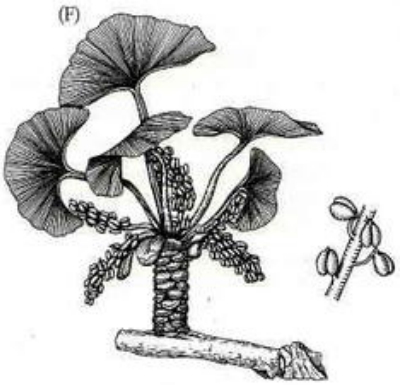
O termo "*samambaias com sementes*" é aplicado a uma ampla variedade das primeiras plantas com sementes com folhas grandes e frondosas, similares às de samambaias modernas, mas portando sementes verdadeiras (Stewart e Rothwell 1993; Taylor e Taylor 1993) (Figura 7.11B). Sabe-se hoje que essas plantas não são proximamente relacionadas entre si e que uma série de grupos de samambaias com sementes do Paleozóico forma um grado parafilético na base da diversificação inicial das plantas com sementes.

Análises meticulosas revelaram que as primeiras sementes estavam contidas em "cúpulas", e que cada semente possuía um prolongamento da parede do esporângio que formava uma câmara polínica especializada (p. ex., Serbet e Rothwell 1992). Presume-se que tal estrutura atuava na captação dos grãos de pólen (Figura 7.11D). O tecido do tegumento pode ter derivado de uma série de esporângios estéreis, que inicialmente formaram lobos no ápice em oposição a uma micrópila distinta (Figura 7.11E).

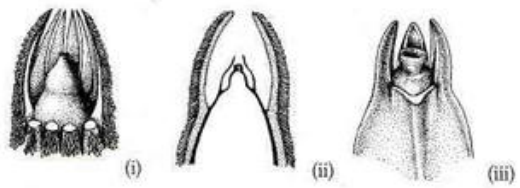
Ao longo da maior parte do último século, as linhagens atuais e extintas de plantas com sementes foram tradicionalmente divididas em dois grandes grupos: as cicadófitas e as coniferófitas. As **cicadófitas**, incluindo as atuais Cycadales, eram distintas pela produção limitada de lenho com raios largos (lenho manoxílico), pelas folhas grandes, como frondes e pelas sementes radialmente simétricas. Já as **coniferófitas**, que incluem os gingkos e coníferas, possuem lenho bem desenvolvido e denso (picnoxílico), folhas simples e muitas

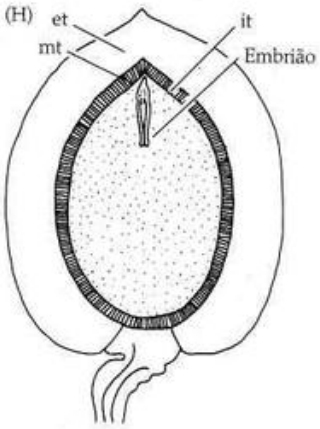
(C) Prováveis etapas na evolução das sementes





(D) Estruturas receptoras de pólen





E) Evolução do tegumento

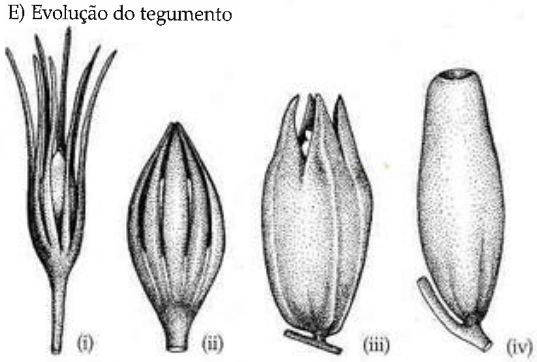


FIGURA 7.11 *Archaeopteris* e outras das primeiras plantas com sementes. (A) Reconstituição do hábito de *Archaeopteris*, uma "pró-gimnosperma" extinta com um tronco bem desenvolvido e sistemas de ramos laterais achatados. (B) Reconstituição de uma "samambaia com semente" extinta, *Medullosa noei* (3,5-4,5 metros de altura), evidenciando as grandes folhas compostas. (C) Prováveis passos na evolução da semente: (i) homosporia em um ancestral distante; (ii) heterosporia, com diferenciação entre esporângios produtores de micrósporos e megásporos; (iii) redução no número de megásporos funcionais para apenas um, e o seu desenvolvimento no interior do megasporângio (endosporia); (iv) proteção do megasporângio pelo tegumento, deixando uma micrópila no ápice. Espor, esporângio; Micro, micrósporos; Mega, megásporos; f gam, gametófito feminino; te, tegumento; nuc, nucelo ou parede do megasporângio. (D) Estruturas receptoras de pólen no ápice do óvulo nas primeiras plantas com sementes (já extintas); (i) *Physostoma elegans*; (ii) *P. elegans*, secção longitudinal evidenciando a câmara polínica no interior; (iii) *Eurystoma angulare*, evidenciando a abertura em forma de taça. (E) Estágios na evolução do tegumento nas primeiras plantas com sementes (todas extintas): (i) *Genomosperma kidstoni*, (ii) *G. latens*, (iii) *Eurystoma angulare*, (iv) *Stamnostoma huttonense*. (F) Porção de um macroblasto e de um braquiblasto da espécie atual de ginkgófita, *Ginkgo biloba*, evidenciando os estróbilos microsporangiados axilares; detalhe do eixo e quatro estruturas portadoras de microsporângios encontram-se à direita na mesma figura. (G) Porção similar à mostrada em F de uma planta portadora de óvulos de *G. biloba*, evidenciando os pedúnculos axilares, com cada um destes portando um par de óvulos; detalhe do ápice do pedúnculo encontra-se à direita. (H) Corte longitudinal de semente de *G. biloba* com embrião jovem (it, camada interna do tegumento; mt, camada intermediária do tegumento; et, camada externa do tegumento). (A, F e G extraídas de Bold 1967; B e D extraídas de Gifford e Forster 1989; C e H extraídas de Scagel et al. 1969; E extraída de Stweart 1983.)

vezes aciculares e sementes com simetria bilateral (platispermas, ou achatadas). Essa proposta fez com que muitos autores assumissem que as plantas com sementes na verdade não eram fruto de uma origem única, mas sim de uma origem dupla. Sob essa óptica, a linhagem das cicadófitas era derivada de um ancestral pró-gimnospérmico pela modificação dos sistemas laterais de ramificação achatados em folhas largas e frondosas. Nas coniferófitas, por outro lado, as folhas individuais de um precursor similar a *Archaeopteris* poderiam ter sido modificadas em folhas aciculares. A aceitação desse cenário implica que a semente evoluiu duas vezes, cada evento correspondendo a um dos tipos de simetria conhecidos.

A inclusão das linhagens atuais e alguns fósseis representativos das plantas com sementes em análises filogenéticas, no entanto, têm, em grande parte, sustentado as relações ilustradas nas Figuras 7.8 e 7.12 (p. ex., Doyle 1998, 2006). A principal implicação desses resultados é que a semente evoluiu apenas uma vez e que as primeiras plantas com semente eram cicadófitas, ao menos se considerarmos a presença de folhas grandes e fendidas e sementes radialmente simétricas. Mais especificamente, presume-se que várias "samambaias com sementes" do Devoniano-Carbonífero (*Elkinsia*, *Lygnopteris* e Medullosales) estejam situadas na base da filogenia das espermatófitas e que as coniferófitas constituam uma linhagem mais derivada, em um clado platispérmico. Essa hipótese filogenética implica uma mudança posterior para folhas pequenas e aciculares e para sementes menores e achatadas – ambas prováveis adaptações para ambientes áridos.

Linhagens atuais de espermatófitas

Existem hoje cinco linhagens principais de plantas com sementes: Cycadales, ginkgos, coníferas, gnetófitas e plantas com flores (angiospermas). Os quatro primeiros grupos são geralmente chamados de gimnospermas, devido às suas sementes nuas, em oposição às angiospermas, nas quais as sementes estão contidas dentro de um carpelo. Apesar dos repetidos esforços para elucidar as relações filogenéticas entre tais linhagens a partir de dados morfológicos e moleculares, elas permanecem ainda bastante incertas (ver Figura 7.12).

Algumas análises moleculares recentes têm indicado que os grupos atuais de "plantas com sementes nuas" formam um clado que é o grupo-irmão das angiospermas. Mesmo que essa hipótese prove-se verdadeira, no entanto, as gimnospermas em seu senso amplo não constituiriam um grupo monofilético. Elas são parafiléticas se levarmos em conta as linhagens fósseis que divergiram cedo na história das plantas com sementes (já tratadas neste texto), bem como diversas outras linhagens de "samambaias com sementes" do Permiano superior e do Mesozóico, das quais algumas aparentam ser parte da linha que deu origem às angiospermas modernas (Doyle 2006). Retomaremos a discussão sobre essas relações após uma breve introdução sobre cada um dos principais grupos atuais de espermatófitas (ver também Capítulo 8).

Cycadales As **Cycadales** (ou **Cycadophyta**) foram mais abundantes e diversificadas durante o Mesozóico, sendo que hoje existem cerca de 130 espécies no grupo. As Cycadales possuem troncos geralmente pequenos, com pouco xilema secundário, e grandes folhas compostas similares às das samambaias e palmeiras (ver Figura 8.21). Elas são dióicas, ou seja, algumas plantas portam estróbilos que produzem apenas sementes, enquanto outras possuem estróbilos que apenas produzem pólen. Ambos os tipos de estróbilos são tipicamente grandes e, em alguns casos, coloridos. De forma similar, as sementes costumam ser grandes e com uma sarcotesta colorida, possivelmente para atrair vertebrados como agentes dispersores.

Diversas características das Cycadales podem ser ancestrais para as plantas com sementes, como os gametófitos masculinos haustoriais e grandes anterozóides multiflagelados. Todavia, as Cycadales compartilham uma série de características morfológicas aparentemente derivadas, como a ausência de ramificação lateral, a presença de traços foliares em forma de ômega (Ω) e a produção de raízes coraliformes que hospedam cianobactérias fixadoras de nitrogênio.

Análises filogenéticas indicam que, dentro das Cycadales, o primeiro evento de ramificação segrega *Cycas* dos demais grupos (p. ex., Rai et al. 2003). *Cycas* reteve a pressuposta condição ancestral (observável em grupos fósseis relacionados, como *Taniopteris*) de possuir diversos óvulos ligados a megasporófilos foliáceos não condensados em estróbilos. A condição derivada, observável em outra linha evolutiva de Cycadales, é a redução para dois óvulos ligados a um megasporófilo peltado, com os óvulos voltados para dentro em direção ao eixo do estróbilo.

Ginkgos Existe apenas uma espécie sobrevivente, *Ginkgo biloba*, dentro das **ginkgófitas** (ou Ginkgoales; Figura 7.11F-H). Essa espécie é quase desconhecida em seu ambiente natural, mas tem sido mantida por séculos ao redor de templos

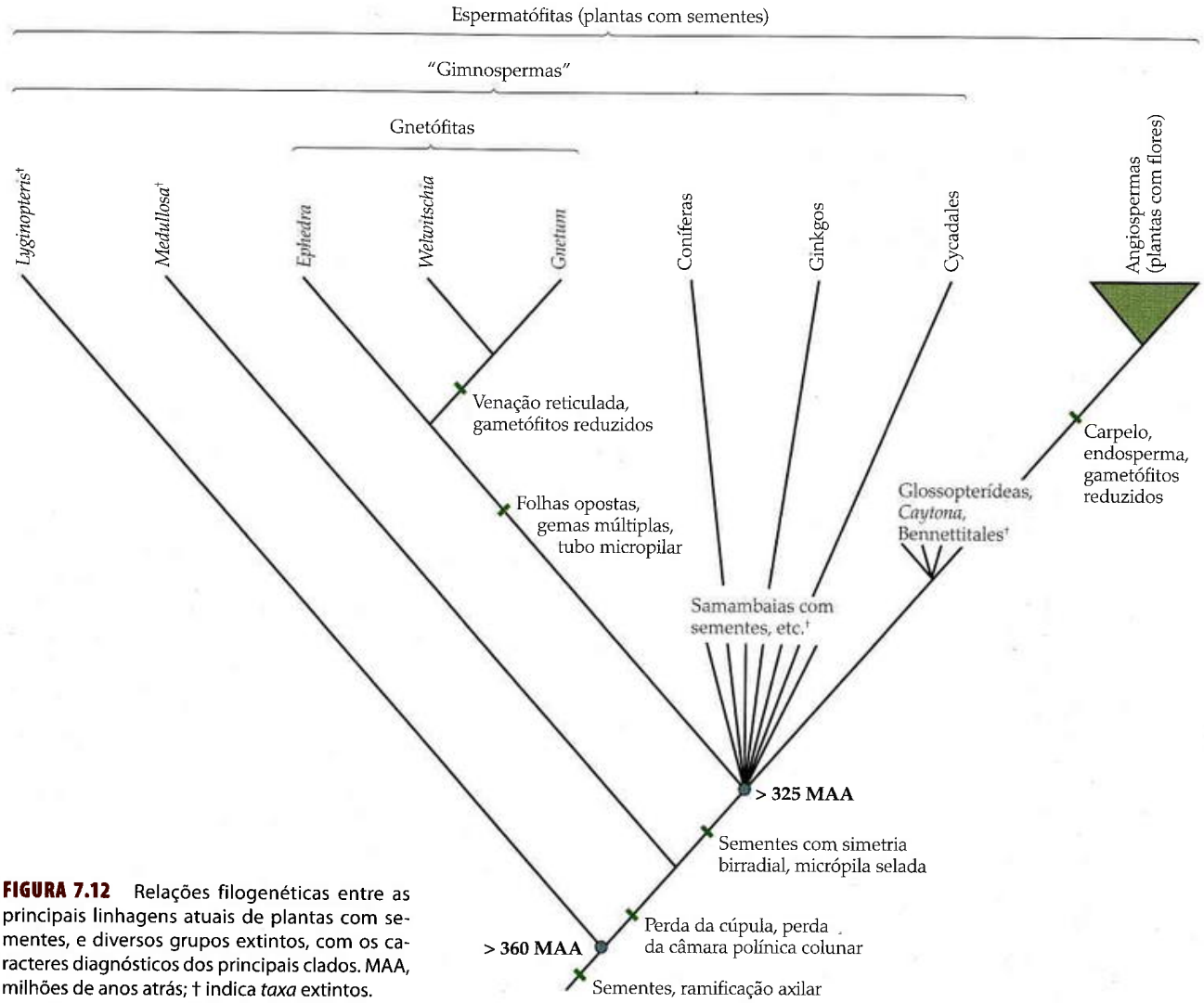


FIGURA 7.12 Relações filogenéticas entre as principais linhagens atuais de plantas com sementes, e diversos grupos extintos, com os caracteres diagnósticos dos principais clados. MAA, milhões de anos atrás; † indica *taxa* extintos.

na China e, nos tempos modernos, é largamente cultivada em regiões de clima temperado como árvore ornamental. Talvez a característica mais marcante do ginkgo moderno seja a produção de folhas decíduas, em forma de leque e com venação dicotômica. Esse grupo é bem representado no registro fóssil, no qual uma grande diversidade no formato das folhas é perceptível.

Como as Cycadales, o ginkgo também é dióico (Figura 7.11F,G). Os óvulos nascem aos pares em pedúnculos axilares, que aparentam ser estróbilos reduzidos. O tecido do tegumento diferencia-se em uma camada externa carnosa com forte odor e uma camada interna rígida que recobre o gametófito feminino (Figura 7.11H). De forma similar as Cycadales, o ginkgo retém uma série de características ancestrais, como os gametófitos masculinos haustoriais e gametas masculinos com habilidade motora.

Coníferas Existem cerca de 600 espécies atuais de **coníferas** (**Coniferae** ou Coniferales) (ver Figuras 8.24-8.27). Essas plantas são arbustos ou árvores com madeira bem desenvolvida e, em geral, com folhas aciculares. Na maioria dos casos, as folhas nascem isoladamente ao longo do caule, mas nos pinheiros (*Pinus*) elas estão condensadas em pequenos ramos. Cada folha acicular comumente apresenta adaptações adicionais contra o dessecamento, como os estômatos dentro de criptas. Em algumas coníferas do Hemisfério Sul (p. ex., *Podocarpus, Agathis*), no entanto, as folhas são largas e achatadas, e em Phyllocladus os ramos achatados assemelham-se a folhas.

Muitas coníferas são monóicas, portando tanto estróbilos formadores de pólen como estróbilos formadores de sementes em uma mesma planta. A dioicia ocorre em alguns gêneros como *Juniperus, Taxus* e *Podocarpus*. Nos estróbilos ou cones masculinos, os microsporófilos abrigam microsporângios em sua superfície abaxial. Os grãos de pólen geralmente possuem um par de estruturas saculiformes, mas estas parecem ter sido perdidas em diversas linhagens.

Nos estróbilos ou cones femininos, os óvulos receptivos estão situados na superfície adaxial de cada escama ovulífera. A divisão meiótica ocorre no interior de cada óvulo, e a célula haplóide sobrevivente desse processo dá origem ao gametófito feminino, que por fim produz uma ou mais oosferas na região da micrópila. Um tubo polínico cresce através da parede do megasporângio para liberar dois ga-

metas masculinos. O fenômeno da "poliembrionia" é bastante comum nas coníferas. Embriões múltiplos podem ser produzidos em um óvulo por meio de eventos separados de fertilização (dependendo do número de oosferas e de tubos polínicos) ou, mais comumente, por uma subdivisão característica de um único embrião no início de seu desenvolvimento, originando diversos embriões geneticamente idênticos.

Nas coníferas atuais, os estróbilos masculinos são ditos simples, enquanto os estróbilos femininos são ditos complexos. Os estróbilos masculinos são interpretados como um ramo modificado, e os microsporófilos, como folhas modificadas. Já os estróbilos femininos são derivados via modificação de um ramo com ramificações laterais na axila de uma série de folhas. Tal hipótese é sustentada pela ocorrência de fósseis apresentando uma série de etapas na redução de um ramo lateral portando certo número de sementes até escamas ovulíferas altamente modificadas, como as que ocorrem nos grupos atuais (Figura 7.13A-E) (Florin 1954). Evidência adicional a essa hipótese provém do fato de que cada escama ovulífera é subtendida por uma bráctea, que representa uma folha modificada. Em algumas poucas coníferas, essas brácteas são bem desenvolvidas e discerníveis entre as escamas ovulíferas. É o caso, por exemplo, do gênero *Pseudotsuga*, no qual a escama ovulífera é protegida na axila de uma bráctea desenvolvida e trifurcada (Figura 7.13C). Em diversas coníferas, no entanto, as brácteas são bastante reduzidas. Em Cupressaceae, como *Taxodium* e *Cryptomeria*, as brácteas são fundidas às escamas ovulíferas, que ainda apresentam evidências de "folhas" (visíveis como pequenos dentes ou protuberâncias).

Estudos filogenéticos têm contribuído com importantes evidências sobre a evolução das coníferas (p. ex., Stefanovic et al. 1998). Dados moleculares reportam uma divisão basal entre as **Pinaceae** e um clado incluindo as demais coníferas, denominado **Cupressophyta** (Cantino et al. 2007). As Pinaceae apresentam diversas características diagnósticas, como a inversão dos óvulos (com a micrópila voltada para o eixo do estróbilo; Figura 7.13D) e a derivação da asa da semente a partir da escama ovulífera. Dentro das Cupressophyta, os dois principais grupos do Hemisfério Sul – Podocarpaceae e Araucariaceae – formam um clado, talvez sustentado por uma mudança para um óvulo por escama ovulífera. As Cupressaceae são caracterizadas por diversas apomorfias potenciais, como a fusão da escama ovulífera com a bráctea que a subtende. Essa família parece estar relacionada às Taxaceae, que possuem estróbilos muito reduzidos portando apenas uma semente terminal circundada por um arilo carnoso e colorido. Conforme relatado na página 176, diversas análises moleculares recentes têm questionado a monofilia das Coniferae, posicionando as gnetófitas dentro das coníferas como o grupo-irmão de Pinaceae (ver Figura 7.15C).

Gnetófitas A quarta maior linhagem atual das plantas com sementes é formada pelas **gnetófitas** (**Gnetophyta** ou Gnetales) (Figura 7.13F-I; ver também Figura 8.28). Esse grupo contém apenas cerca de 75 espécies atuais, que pertencem a três linhagens bem distintas. *Ephedra* (com cerca de 40 espécies que ocorrem em desertos ao longo do mundo) possui folhas escamiformes e muito reduzidas (ver Figura 8.28). *Gnetum* (com cerca de 35 espécies distribuídas nas florestas tropicais do Velho e do Novo Mundo) possui folhas largas (Figura 7.13F-H), similares às que ocorrem na maioria das plantas com flores. *Welwitschia* (com apenas uma espécie, *W. mirabilis*, que ocorre no sudoeste da África) produz apenas duas (raramente quatro) folhas funcionais durante sua vida, que crescem a partir da base e gradualmente desfiam nas extremidades (Figura 7.13I).

Embora as plantas dessas três linhagens pareçam muito diferentes umas das outras, elas compartilham algumas características pouco usuais, como folhas opostas, gemas axilares múltiplas, elementos de vaso com aberturas circulares entre células adjacentes, estróbilos masculinos *e* femininos compostos e condição ancestral de pólen elipsóide com estrias longitudinais características. As sementes possuem dois tegumentos: o interno forma um tubo micropilar que libera a gotícula de polinização, e a camada externa é derivada de um par de brácteas fundidas (Figura 7.13H). Estudos moleculares também sustentam fortemente a monofilia das gnetófitas.

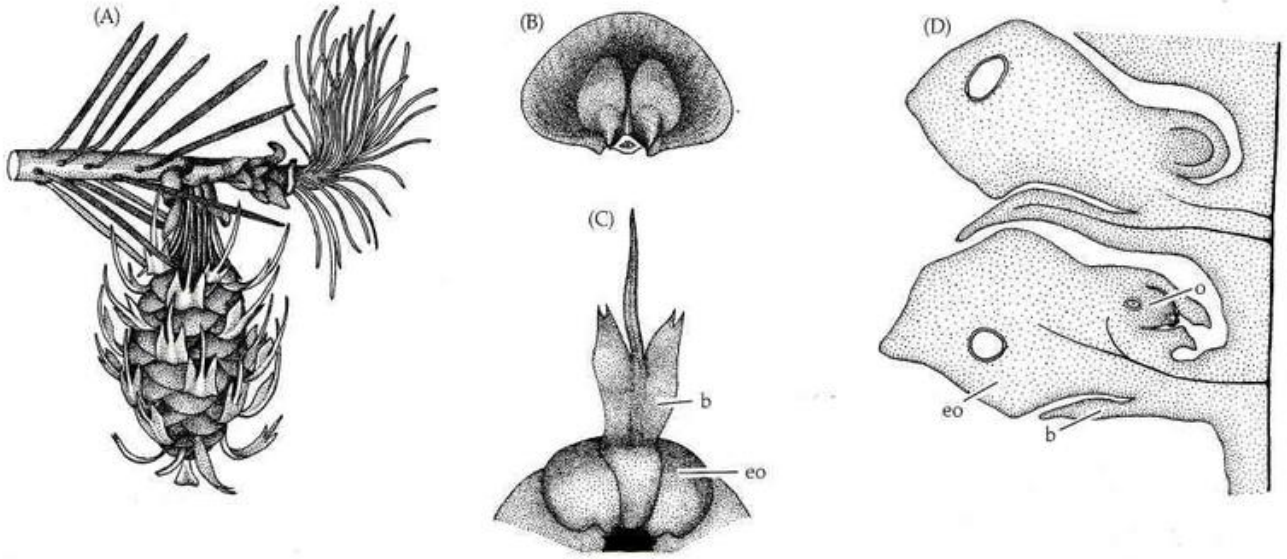
Dentro de gnetófitas, *Gnetum* e *Welwitschia* formam um clado bem sustentado. Sinapomorfias morfológicas desse grupo incluem venação foliar reticulada, maior redução do gametófito masculino e aspectos da estrutura do gametófito feminino (desenvolvimento tetraspórico, perda dos arquegônios, núcleos livres atuando como oosferas). O pólen estriado característico de *Ephedra* e *Welwitschia* foi aparentemente perdido ao longo da linhagem que deu origem às espécies atuais de *Gnetum* (que possuem grãos de pólen espinescentes sem aberturas).

Excluindo o pólen, o registro fóssil das gnetófitas é bastante reduzido (Crane 1996), com poucos macrofósseis descritos até recentemente (p. ex., Rydin et al. 2004; revisto em Won e Renner 2006). Embora os grãos de pólen das gnetófitas sejam conhecidos desde o Triássico, parece que o clado contendo os grupos modernos diversificou-se mais significativamente durante o Cretáceo médio, juntamente com as angiospermas.

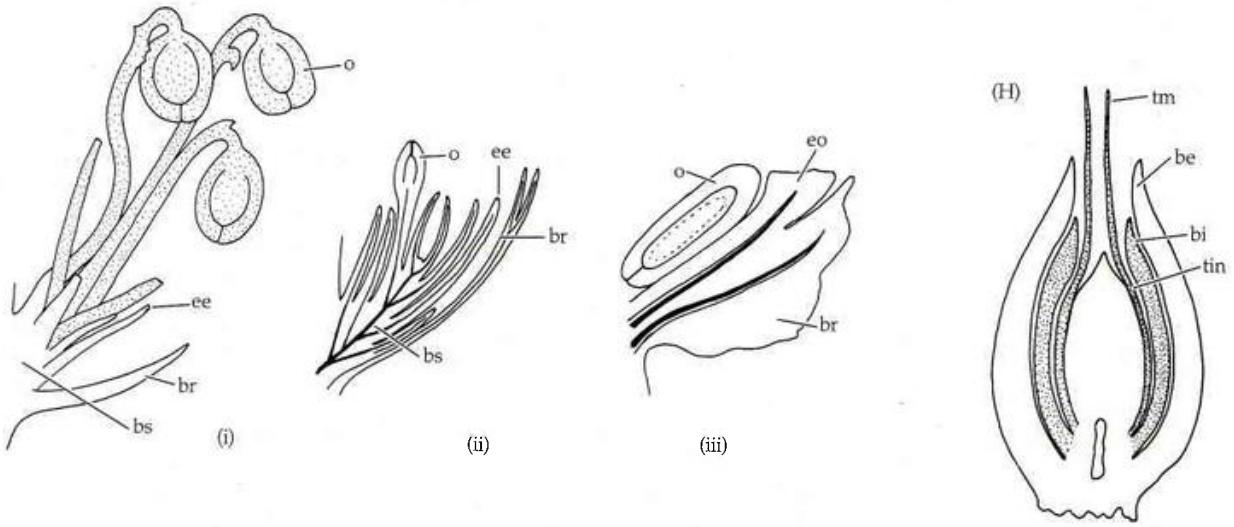
Assim como as angiospermas, as gnetófitas abreviaram o ciclo de vida (e possivelmente tornaram-se herbáceas) e passaram a apresentar polinização mediada por insetos ao longo de sua evolução (presente em algumas espécies atuais). Em claro contraste com as plantas com flores, no entanto, as gnetófitas nunca se tornaram componentes significativos da flora em paleolatitudes médias ou altas, além de sofrer um declínio drástico durante o Cretáceo superior (Crane et al. 1995; Crane 1996).

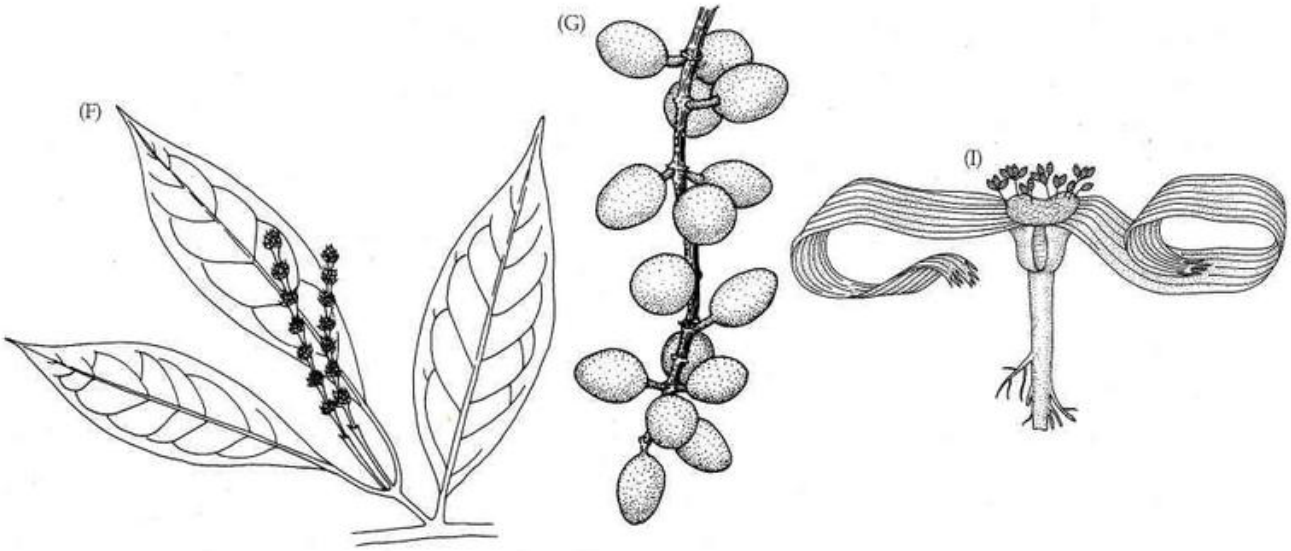
Angiospermas (plantas com flores)

Com cerca de 257.000 espécies atuais, as **plantas com flores (Angiospermas)** constituem grande parte da diversidade das plantas verdes, das plantas vasculares e das plantas com sementes. Estudos moleculares e a existência de caracteres morfológicos compartilhados fornecem evidências contundentes da monofilia das angiospermas. Dentre estes caracteres, alguns dos mais óbvios e relacionados às características reprodutivas são (1) sementes formadas no interior de um carpelo com uma superfície estigmática para a germinação do pólen; (2) gametófito feminino muito reduzido, consistindo, na maioria dos casos, em apenas oito núcleos contidos em sete células; e (3) dupla fecundação,



(E) Prováveis estágios evolutivos na origem da escama ovulífera





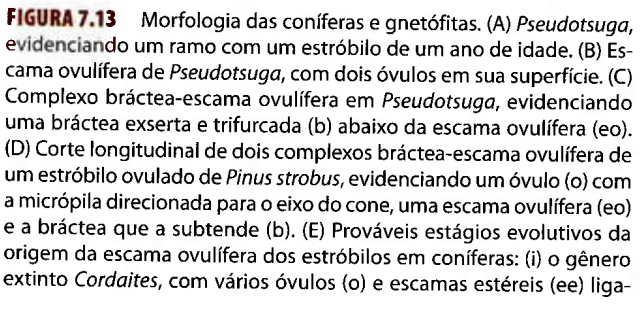


FIGURA 7.13 Morfologia das coníferas e gnetófitas. (A) *Pseudotsuga*, evidenciando um ramo com um estróbilo de um ano de idade. (B) Escama ovulífera de *Pseudotsuga*, com dois óvulos em sua superfície. (C) Complexo bráctea-escama ovulífera em *Pseudotsuga*, evidenciando uma bráctea exserta e trifurcada (b) abaixo da escama ovulífera (eo). (D) Corte longitudinal de dois complexos bráctea-escama ovulífera de um estróbilo ovulado de *Pinus strobus*, evidenciando um óvulo (o) com a micrópila direcionada para o eixo do cone, uma escama ovulífera (eo) e a bráctea que a subtende (b). (E) Prováveis estágios evolutivos da origem da escama ovulífera dos estróbilos em coníferas: (i) o gênero extinto *Cordaites*, com vários óvulos (o) e escamas estéreis (ee) ligadas a um braquiblasto (bs) na axila de uma bráctea (br); (ii) o gênero extinto *Lebachia*, no qual o número de óvulos é reduzido; (iii) o gênero atual *Pinus*, com dois óvulos ligados à superfície da escama ovulífera. (F) Folhas e estróbilo masculino composto de *Gnetum*. (G) Sementes maduras de *Gnetum*. (H) Corte longitudinal de semente jovem de *Gnetum*, evidenciando o tegumento interno (tin) expandido em um tubo micropilar (tm) e cercado por bractéolas internas e externas (bi, be). (I) Hábito geral da gnetófita *Welwitschia mirabilis*, evidenciando o caule curto e lenhoso com duas grandes folhas, a posição dos diversos estróbilos e a raiz principal. (A-D, extraídas de Stewart 1983; E-H, extraídas de Scagel et al. 1969; I, extraída de Barnes 1998.)

com a formação de um tecido nutritivo triplóide chamado de endosperma.

Diversas características vegetativas derivadas também são dignas de nota. Quase todas as angiospermas possuem **elementos de vaso** no tecido do xilema, embora tal característica muito provavelmente tenha evoluído em um momento posterior à origem do grupo. Os elementos de vaso diferem dos traqueídes no fato de que a água pode fluir de um elemento de vaso (uma célula individual, derivada evolutivamente de um traqueíde) para o elemento seguinte sem a necessidade de atravessar um campo primário de pontuação (ver Figura 4.33). Os elementos de vaso são extremamente eficientes no transporte de água, mas ao mesmo tempo parecem ser mais suscetíveis a danos (especialmente embolismo) quando sujeitos a um estresse hídrico. O floema das angiospermas difere do floema das demais plantas por conter elementos de tubo crivado (células vivas, porém anucleadas que atuam no transporte de carboidratos) associados a uma ou mais células companheiras derivadas da mesma célula-mãe.

As flores e o ciclo de vida das angiospermas

A produção de flores é geralmente considerada a característica diagnóstica das angiospermas, mas o termo *flor* é, de certa forma, dúbio. Se as flores representam eixos reprodutivos curtos com esporófilos agregados, então as gnetófitas, por exemplo, também podem ser consideradas como portadoras de flores. Na realidade, a organização e o arranjo particular das partes componentes da flor é que distinguem as angiospermas das demais plantas com sementes (ver Figura 4.16). A maioria dos estames de angiospermas possui uma porção pedunculada (filamento) e uma porção apical (antera) portando dois pares de microsporângios (sacos polínicos). O carpelo das angiospermas é tipicamente diferenciado em uma porção inferior (ovário) que circunda os óvulos e uma porção alongada (estilete) que eleva a superfície receptiva ao pólen (estigma). O óvulo das angiospermas é único por diversos fatores (ver Figuras 4.41 e 4.42). Ele geralmente sofre uma rotação de 180 graus durante o desenvolvimento (óvulo anátropo), de forma que a micrópila posiciona-se próxima ao funículo do óvulo (em contraste à condição ortótropa presente nas outras plantas com sementes, na qual a micrópila está no lado oposto do funículo). Além disso, as sementes das angiospermas geralmente possuem dois tegumentos distintos (óvulos bitégmicos), enquanto as sementes das demais plantas com sementes apresentam invariavelmente um único tegumento (às vezes diferenciado em camadas carnosas e rígidas).

O ciclo de vida das angiospermas também é notavelmente derivado (ver Figura 4.17). O gametófito masculino possui apenas dois a três núcleos no momento em que o pólen é liberado. Um grão de pólen que cai em um estigma compatível desenvolve um tubo polínico que insere o gameta masculino (núcleos espermáticos) diretamente no gametófito feminino, no interior do óvulo. Durante o desenvolvimento de um gametófito feminino típico de angiosperma, a meiose é sucedida pelo aborto de três dos quatro núcleos haplóides produzidos, e o núcleo sobrevivente sofre uma série de divisões mitóticas (ver Figura 4.42). Por fim, a oosfera é posicionada junto à extremidade micropilar do gametófito feminino, no meio de duas outras células (sinérgides) que parecem desempenhar um importante papel na orientação do tubo polínico e no transporte dos núcleos espermáticos para a oosfera. Existem geralmente três células (antípodas) no lado oposto e dois núcleos (núcleos polares) situados em uma grande célula na porção central do gametófito. Um dos núcleos espermáticos se funde à oosfera dando origem a um zigoto diplóide, enquanto o outro se funde com os dois núcleos polares do gametófito feminino. Esse processo é chamado de dupla fecundação. O zigoto diplóide desenvolve-se em um embrião, e o núcleo triplóide sofre uma série de divisões mitóticas para formar o endosperma, que serve como tecido de nutrição da semente.

A origem das angiospermas

Quando as plantas com flores se originaram e se diversificaram? O registro fóssil (pólen, folhas, flores e frutos) fornece indícios de que as angiospermas tiveram uma grande diversificação a partir do Cretáceo Inferior (Friis et al. 1987; Doyle e Donoghue 1993; Crane et al. 1995). Os fósseis inequívocos mais antigos conhecidos para angiospermas são grãos de pólen datados de cerca de 135 milhões de anos atrás. Macrofósseis extraordinariamente completos da China foram inicialmente descritos como pertencentes ao Jurássico Superior (Sun et al. 2002), mas são atualmente interpretados como pertencentes ao início do Cretáceo. Muitas das principais linhagens de angiospermas podem ser reconhecidas desde o Cretáceo Médio (Nymphaeaceae, Chloranthaceae, Winteraceae e eudicotiledôneas já estavam presentes há 125 milhões de anos). Outros fósseis do Cretáceo, no entanto, são de difícil comparação com as linhagens atuais (Friis et al. 2005). De qualquer forma, as angiospermas já haviam se diversificado consideravelmente no final do Cretáceo e representavam o grupo de plantas dominante em muitos ambientes terrestres (ver Magallón e Sanderson 2001; Bell et al. 2005).

Ao se discutir a idade das angiospermas (ou de qualquer outro grupo), é importante distinguir claramente entre a origem da linhagem inicial – ou seja, a linhagem que deu origem ao grupo atual (p. ex., quando essa linhagem divergiu da sua linhagem irmã que também inclui representantes atuais) – e

a origem do clado principal, ou seja, o clado menos inclusivo que contém todos os representantes atuais do grupo em questão. O clado que inclui também a linhagem inicial é comumente referido como "angiófitas" (Doyle e Donoghue 1993), mais recentemente como Pan-Angiospermae (Cantino et al. 2007) para distingui-la do clado principal das angiospermas (Angiospermae).

É possível que as angiófitas sejam bastante antigas, enquanto o clado principal das angiospermas tenha se originado bem mais recentemente, talvez não muito antes da radiação observada no registro fóssil do Cretáceo. A antigüidade das Pan-Angiospermae é sugerida pelo fato que todos os prováveis grupos relacionados às angiospermas possuem registro fóssil que remonta ao Triássico. Espera-se, assim, que existam fósseis da linhagem inicial das angiospermas anteriores ao Cretáceo, embora estes talvez sejam bastante diferentes e pouco comparáveis com as angiospermas atuais. Até o momento, no entanto, fósseis de possíveis angiospermas do Triássico e do Jurássico provaram ser de espécies não relacionadas às angiospermas ou não puderam ser inequivocamente interpretados ante o pouco material disponível.

Estimativas baseadas em dados moleculares têm de lidar com as dificuldades impostas pelas mudanças na taxa de evolução molecular, que parece ocorrer de forma independente em diferentes linhagens. Estudos iniciais de relógio molecular resultaram em estimativas de idade para a origem do grupo principal das angiospermas incompatíveis com o registro fóssil. Progressos neste sentido têm sido feitos ao se "flexibilizar" a hipótese de relógio molecular, permitindo uma variação nas taxas de evolução molecular em diferentes pontos da filogenia, e estimativas recentes situam a origem do grupo principal das angiospermas entre 140 e 190 milhões de anos atrás (Sanderson e Doyle 2001; Bell et al. 2005), pouco antes do surgimento inequívoco das angiospermas no registro fóssil.

Relações das angiospermas com outros grupos

As relações das angiospermas com as demais plantas com sementes há muito têm intrigado os botânicos. O maior problema na elucidação dessas relações está no fato de que, além dos demais grupos atuais de plantas com sementes (Cycadales, ginkgoáceas, gnetófitas e coníferas), diversos grupos extintos também estão potencialmente relacionados (ver Beck 1988; Stewart e Rothwell 1993; Taylor e Taylor 1993). Em particular, uma hipótese há muito proposta é de que as angiospermas são mais proximamente relacionadas a um grupo de "samambaias com sementes" do Mesozóico (p. ex., *Caytonia*, glossopterídeas) ou talvez às Bennettitales (também conhecidas como cicadeóides, devido a sua semelhança com as Cycadales; Figura 7.14A). As Bennettitales são candidatas em potencial, porque algumas possuíam estruturas reprodutivas grandes e com aspecto de flores, com órgãos produtores de pólen circundando uma haste central portando sementes nuas (Figura 7.14B).

Em relação às cinco linhagens atuais de angiospermas, as hipóteses sobre o relacionamento entre elas têm mudado ao longo dos anos (ver Soltis et al. 2005). No início do século XX (p. ex., Arber e Parkin 1907), as gnetófitas (juntamente com as extintas Bennettitales) foram largamente consideradas como próximas às angiospermas com base em diversas similaridades morfológicas, como a presença de elementos de vaso no lenho, folhas com venação reticulada em *Gnetum* e órgãos reprodutivos com aspecto de flores. Essa visão mudou na metade do século XX, com a reinterpretação desses caracteres. Por exemplo, os elementos de vaso foram interpretados como produto de evolução paralela em Gnetales (a partir de traqueídes com pontoações de borda circular) e em angiospermas (a partir de traqueídes com pontoações escalariformes). Esse caráter, e diversos outros, sugeriam que as gnetófitas eram, na verdade, mais relacionadas às coníferas.

No meio da década de 1980, diversos estudos filogenéticos em plantas com sementes foram realizados com base em caracteres morfológicos (Crane 1985; Doyle e Donoghue 1986). Tais análises concluíram que as angiospermas formam um clado juntamente com as Bennettitales e as Gnetales – clado este referido como "antófitas" para enfatizar a presença de estruturas reprodutivas estruturalmente similares às flores em todos os seus membros (Figura 7.15A). Outros estudos morfológicos independentes apontaram para o mesmo resultado, embora em alguns deles as gnetófitas aparecessem como parafiléticas quanto às angiospermas (Taylor e Hickey 1992; Nixon et al. 1994). Os caracteres que pareciam unir as antófitas variavam consideravelmente nessas análises, mas eram, em sua maioria, pouco claros e, em alguns casos, desconhecidos para determinados grupos fósseis – como a composição da lignina, a disposição das células no meristema apical e características do pólen e do megásporo (Donoghue e Doyle 2000).

De qualquer forma, a recorrente observação de um clado das antófitas trouxe de volta a idéia da proximidade filogenética entre gnetófitas e angiospermas. Por sua vez, essa conclusão influenciou a interpretação da evolução morfológica nas plantas com sementes. De forma notável, a dupla fecundação (descrita pela primeira vez em *Ephedra* no início do século XX) foi interpretada como produto de um evento evolutivo único no ancestral comum das gnetófitas e das angiospermas, com o endosperma poliplóide evoluindo posteriormente na linhagem das angiospermas (ver Friedman e Floyd 2001).

Os primeiros estudos filogenéticos moleculares a abordar essa questão geraram uma variedade de resultados e foram interpretados como ao menos consistentes com a hipótese das antófitas (ver Donoghue e Doyle 2000). No final da década de 1990, no entanto, diversos estudos moleculares (especialmente aqueles baseados em genes mitocondriais ou em uma combinação de genes de diferentes genomas) levantaram grandes dúvidas quanto à existência ou não de um clado das antófitas (p. ex., Bowe et al. 2000; Chaw et al. 2000). Essas análises, pelo contrário, sugeriam que os grupos atuais de gimnospermas formam um clado que é irmão ao das angiospermas atuais e que as gnetófitas são mais relacionadas às coníferas (hipótese gnetífera; Figura 7.15B) ou até mesmo estejam inseridas nas coníferas como grupo-irmão de Pinaceae (hipótese "gnepine"*; Figura 7.15C). Análises meticulosas de diferentes conjuntos de dados moleculares (p. ex., Graham e Olmstead 2000; Sanderson et al. 2000; Magallón e Sanderson 2002; Burleigh e Matthews 2004) têm revelado diferentes tendências, inclusive com alguns conjuntos de dados sugerindo o posicionamento das gnetófitas como grupo-irmão dos demais grupos atuais de plantas com sementes.

Infelizmente, essas questões permanecem abertas e longe de uma resposta definitiva, mas tornou-se claro que existem diversos pontos que devem ser melhor analisados isoladamente. Uma questão importante é se existe realmente um

* N. de T. O nome "gnepine" deriva da abreviação da palavra Gnetales e "pine" (*pinus*, em inglês).

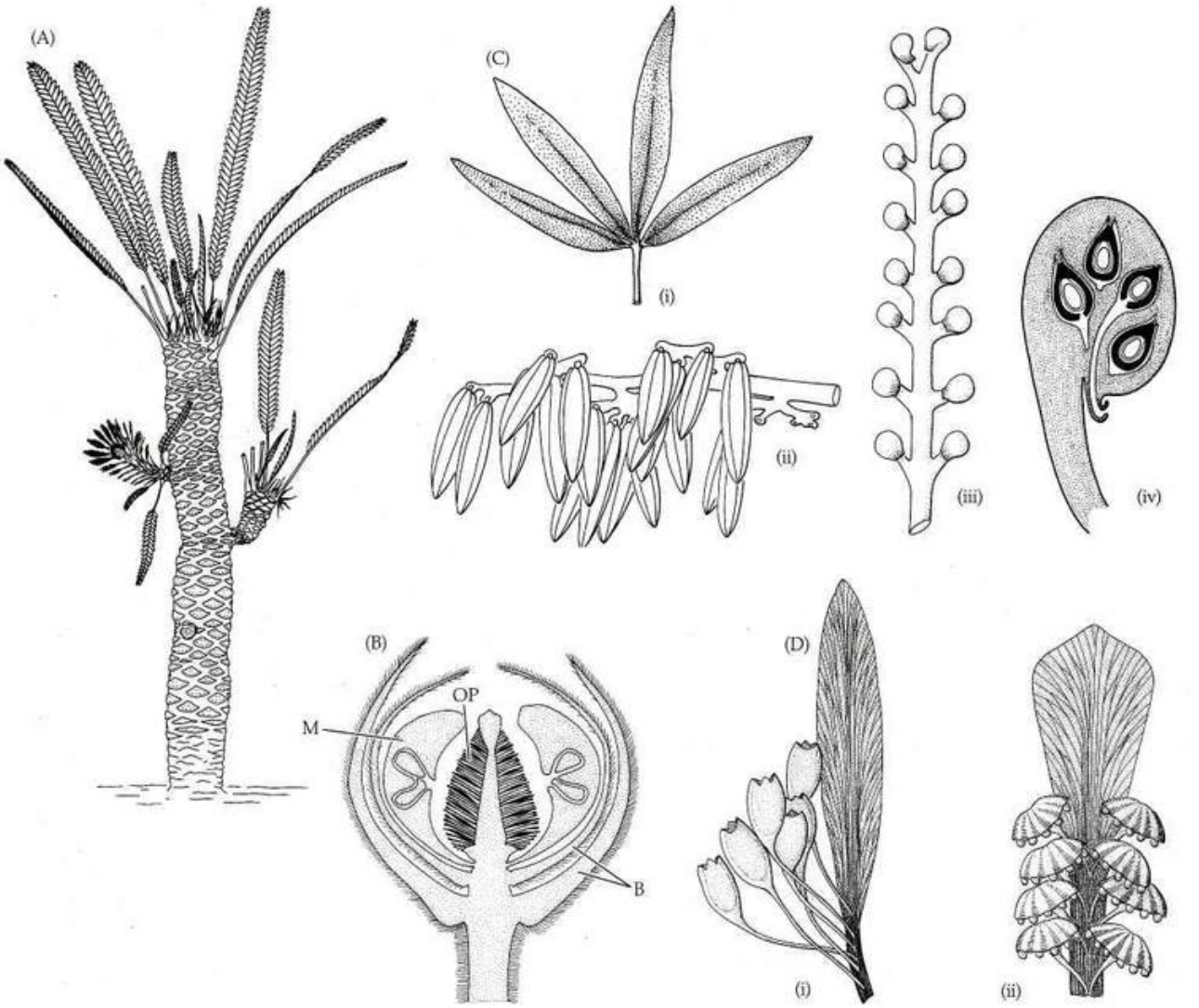


FIGURA 7.14 Reconstituições de fósseis de plantas do Mesozóico que podem estar proximamente relacionadas às angiospermas. (A, B) Bennettitales: (A) Hábito de *Williamsonia sewardiana*, evidenciando o tronco similar ao das Cycadales e folhas compostas. (B) Corte longitudinal de um estróbilo similar a uma flor de *Williamsoniella*. B, brácteas; M, microsporófilo com microsporângios; OP, óvulos pedunculados e escamas estéreis ligadas a um eixo central. (C) Caytoniales: (i) folha palmada, *Sagenopteris phillipsi*; (ii) porção de um microsporófilo, *Caytonanthus kochi*; (iii) megasporófilo de *Caytonia nathorsi*, com duas fileiras de cúpulas; (iv) corte longitudinal de uma cúpula de *Caytonia thomasi*, evidenciando os óvulos no seu interior. (D) Glossopteridales: (i) porção ovulada de *Denkania indica*, evidenciando seis estruturas cupuliformes ligadas a uma folha; (ii) *Lidettonia mucronata*, evidenciando as sementes ligadas à superfície inferior de discos pedunculados originados de uma folha. (A extraída de Taylor e Taylor 1993; B, C: ii-iv e D extraídas de Gifford e Forster 1989; C: i extraída de Stewart 1983.)

clado de antófitas ou, pelo contrário, as gnetófitas estão mais relacionadas às coníferas. Evidências atuais favorecem principalmente a segunda hipótese. Outra questão é como enraizar corretamente a parte da árvore filogenética das plantas com sementes que inclui as linhagens atuais. Uma possibilidade é a de que uma ramificação basal deu origem a duas linhagens, uma contendo as angiospermas e outra contendo as gimnospermas atuais. Possibilidades alternativas, no entanto, não podem ser imediatamente descartadas com base no conjunto de evidências atuais, como, por exemplo, o posicionamento da raiz junto às Cycadales e ginkgos (Figura 7.15D). Seja qual for a hipótese correta, é importante salientar que as "gimnospermas" em seu senso amplo (incluindo também os fósseis do Paleozóico e Mesozóico) mostram-se sempre parafiléticas em relação às angiospermas. Para evitar confusões, parece melhor atribuir um nome diferente ao clado hipotético que inclui todas as linhagens atuais de plantas com sementes sem carpelos; Cantino e colaboradores (2007) propuseram o nome Acrogymnospermae para designar este clado.

Existe também uma possibilidade distinta de que nenhum grupo atual de plantas com sementes seja de fato proximamente relacionado às angiospermas. Resultados recentes têm demonstrado a importância de se incluir fósseis nessas análises de relações, o que dependerá grandemente da descoberta de novos fósseis em melhores condições de preservação e de uma maior ênfase em análises filogenéticas baseadas em caracteres morfológicos (Donoghue e Doyle 2000; Frohlich e Parker 2000; Doyle 2006).

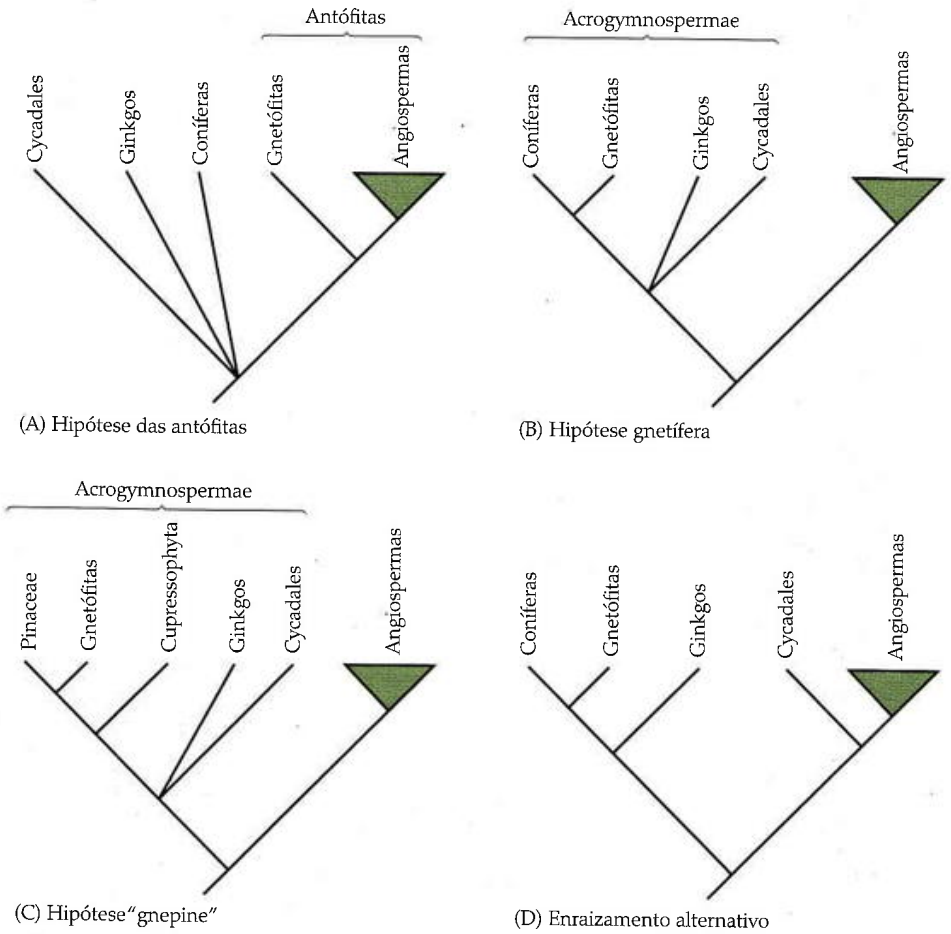


FIGURA 7.15 Hipóteses alternativas das relações entre as cinco principais linhagens de plantas com sementes atuais. (A) De acordo com a hipótese das antófitas, as Gnetófitas formam o grupo-irmão das angiospermas. (B) De acordo com a hipótese gnetífera, as Gnetófitas formam o grupo-irmão das coníferas. (C) De acordo com a hipótese "gnepine", as Gnetófitas formam o grupo-irmão de Pinaceae dentro das coníferas. (D) Exemplo de uma árvore filogenética alternativa que não pode ser rejeitada com base no conjunto de dados atuais.

Relações entre as angiospermas

Um enorme progresso foi alcançado recentemente na elucidação das relações filogenéticas entre as linhagens basais de angiospermas (Figura 7.16). Até pouco tempo atrás, a determinação da raiz das angiospermas e das relações entre os seus grupos basais parecia ser um problema insolúvel. Todavia, as diferentes linhas de evidência obtidas na década passada convergiram para a mesma resposta. Esses novos achados tiveram, e ainda têm, um grande impacto em nossa interpretação sobre a evolução das primeiras linhagens de angiospermas e os fatores que de certa forma influenciaram no enorme sucesso das plantas com flores (ver Soltis et al. 2005).

A maioria dos estudiosos da evolução das angiospermas tem sustentado que as primeiras angiospermas faziam parte das "Magnoliidae" (*sensu* Cronquist 1988; Takhtajan 1997) – um grupo parafilético que inclui as magnólias, abacates, vitórias-régias e pimentas-do-reino, entre outros. Mesmo se verdadeira, no entanto, tal conclusão não era suficiente para visualizar as hipotéticas primeiras angiospermas, porque as "Magnoliidae" apresentam uma notável diversidade de formas morfológicas. Algumas são plantas lenhosas e outras são pequenas ervas. Além disso, algumas, como as magnólias, possuem grandes flores com muitas partes florais (estames, carpelos) dispostas em um arranjo espiralado em um eixo alongado, enquanto outras, como as pimentas-do-reino, possuem flores diminutas com poucas partes organizadas em verticilos distintos. Algumas análises filogenéticas mais antigas sugeriam que as primeiras angiospermas eram plantas lenhosas com flores grandes, enquanto outras sugeriam que eram plantas herbáceas com flores pequenas (ver Doyle e Donoghue 1993).

A partir de 1999, uma série de estudos filogenéticos moleculares demonstrou que o primeiro evento de divergência nas angiospermas modernas originou uma linhagem que inclui atualmente apenas uma espécie, *Amborella trichopoda* (e possivelmente também as Nymphaeales), e outra que contém as demais angiospermas (Mathews e Donoghue 1999; Qiu et al. 1999; Soltis et al. 1999; Parkinson et al. 1999; Barkman et al. 2000; Zanis et al. 2002). Essa hipótese tem sido confirmada em todos os estudos baseados em uma ampla amostragem de *taxa* (p. ex., Leebens-Mack et al. 2005). *Amborella trichopoda* é uma planta arbustiva da ilha de Nova Caledônia, com flores relativamente pequenas com um número pequeno de partes organizadas em arranjo espiralado (Endress e Igersheim 2000b). Alguns indivíduos formam apenas flores produtoras de pólen (estaminadas), enquanto outros formam apenas flores produtoras de sementes (carpeladas). A presença de estaminódios nas flores carpeladas, no entanto, sugere que a espécie evoluiu a partir de ancestrais com flores bissexuais (perfeitas). Diferentemente da maioria das demais angiospermas, as células condutoras de água do xilema de *Amborella* são traqueídes (Feild et al. 2000), dando suporte à hipótese de que as primeiras angiospermas não possuíam elementos de vaso (ver Figura 7.16). Os gametófitos femininos de *Amborella* também são incomuns por possuírem três, e não duas,

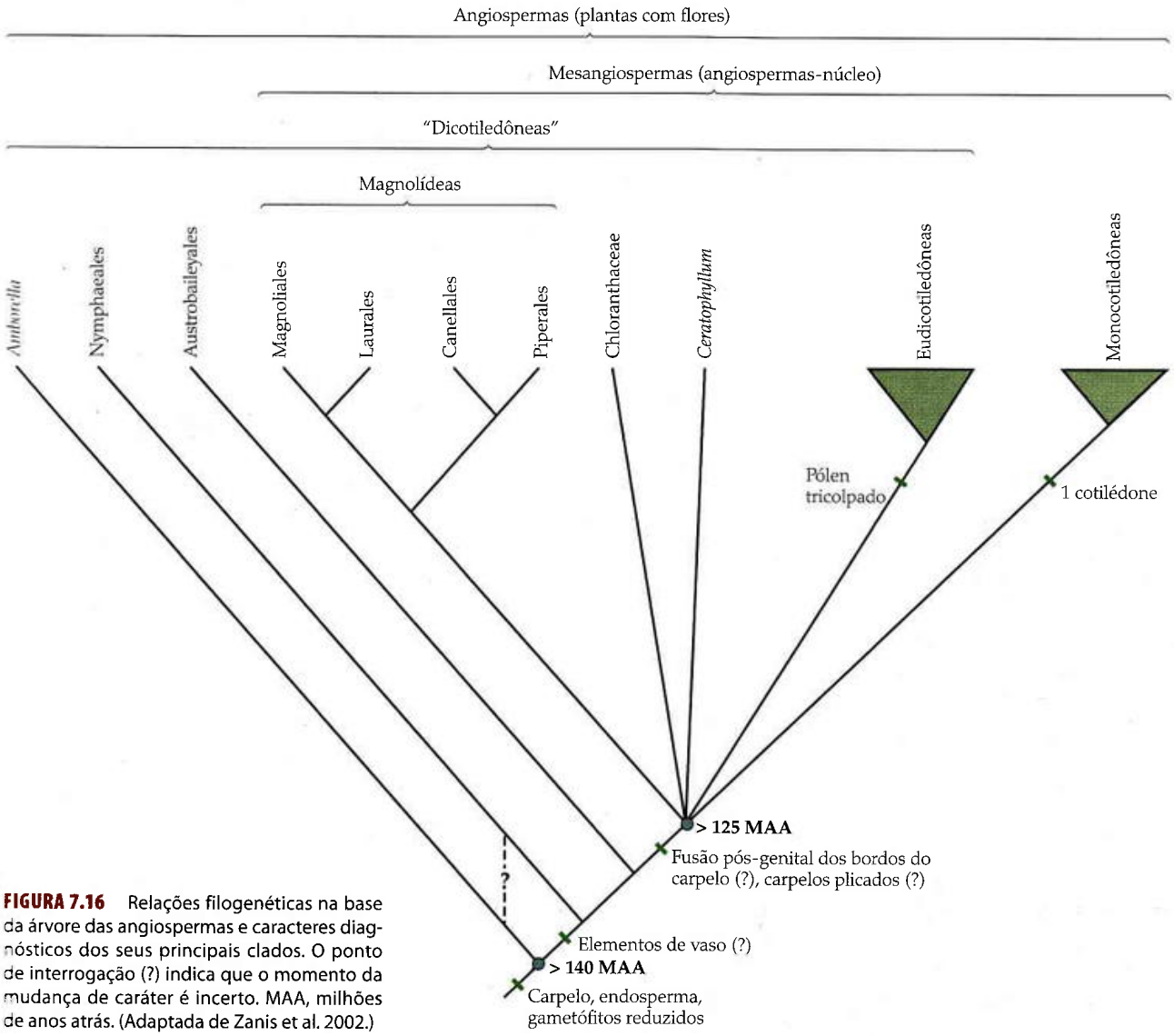


FIGURA 7.16 Relações filogenéticas na base da árvore das angiospermas e caracteres diagnósticos dos seus principais clados. O ponto de interrogação (?) indica que o momento da mudança de caráter é incerto. MAA, milhões de anos atrás. (Adaptada de Zanis et al. 2002.)

sinérgides ladeando a oosfera na região micropilar (e, dessa forma, apresenta um total de nove núcleos em oito células, em oposição aos oito núcleos e sete células usuais encontradas na maioria das angiospermas; Friedman 2006).

As Nymphaeales formam outra linhagem basal da árvore filogenética das angiospermas (Friis et al. 2001), assim como as Austrobaileyales (incluindo as Illiciaceae). Notavelmente, os gametófitos femininos dessas duas linhagens possuem apenas quatro células e formam um endosperma diplóide (Friedman e Williams 2004). Juntamente com *Amborella*, essas duas linhagens são irmãs do clado que contém as **angiospermas-núcleo**, um grupo que inclui as demais plantas com flores e que Cantino e colaboradores (2007) denominaram **Mesangiospermae**.

Enquanto os carpelos das linhagens basais de angiospermas são selados por uma secreção, os carpelos dos membros das angiospermas-núcleo são geralmente selados por fusão pós-genital do tecido da epiderme (Endress e Igersheim 2000a). Nas três linhagens basais, e também em Chloranthaceae (que pode estar na base das angiospermas-núcleo; Doyle e Endress 2000), os carpelos são ascidiados, ou seja, o primórdio carpelar inicialmente tem forma de U e então se desenvolve como um tubo. Na maioria das Mesangiospermae, os carpelos são plicados, ou seja, com a aparência de uma folha dobrada ao meio e selada em suas extremidades. Embora essas observações nos permitam visualizar a condição basal dos carpelos em angiospermas, elas não fornecem novos elementos para elucidar a controversa questão da origem carpelar, isto é, se estes são derivados de uma folha ou representam uma estrutura composta derivada de um ramo reduzido e a folha que o subtende (ver Doyle 2006).

As relações dentro das angiospermas-núcleo ainda são pouco claras, com o posicionamento incerto de alguns grupos enigmáticos, especialmente Chloranthaceae e *Ceratophyllum* (Qiu et al. 2005). No entanto, a maioria dos grupos principais é bem sustentada. Primeiro, um clado restrito das **magnolídeas** (**Magnoliidae**) inclui as Magnoliales e as Laurales, além das Canellales e Piperales. Winteraceae, uma família que não possui elementos de vaso no xilema, está dentro de Canellales, significando que os elementos de vaso foram perdidos em alguns casos (ver também Trochodendraceae no Capítulo 9).

Uma segunda linhagem importante das angiospermas-núcleo contém os demais *taxa* pertencentes às tradicionais dicotiledôneas, sendo denominada **eudicotiledôneas** (ou **Eudycotiledonae**). Essa linhagem foi inicialmente detectada em análises morfológicas e chamada de clado das tricolpadas (Donoghue e Doyle 1989), em referência à principal característica morfológica diagnóstica do grupo – a presença de grãos de pólen com três colpos, ou sulcos germinativos (e uma variedade de formas derivadas deste tipo; ver Figura 4.48), que derivaram de formas monossulcadas (Doyle 2005). Os sulcos germinativos adicionais da forma tricolpada podem aumentar a chance de contato de ao menos uma área de germinação com a superfície estigmática (Furness e Rudall 2004). O aparecimento de grãos de pólen tricolpados no registro fóssil datados de 125 milhões de anos forneceu um ponto de calibração para a datação molecular e a estimativa do momento de diversificação das plantas com flores. Muitas eudicotiledôneas também possuem flores com partes em número de quatro ou cinco, ou múltiplos destes (Judd e Olmstead 2004). Essa mudança importante na organização floral dentro das eudicotiledôneas parece estar correlacionada com duplicações de genes que codificam diversos fatores de transcrição que desempenham um papel crucial na expressão da identidade dos órgãos e na simetria floral (Kramer e Hall 2005; Howarth e Donoghue 2006).

Estima-se que existam cerca de 160.000 espécies de eudicotiledôneas. Este enorme grupo contém um número significativo de linhagens com muitas espécies atuais, incluindo as leguminosas (cerca de 16.000 espécies) e as compostas (cerca de 20.000 espécies), assim como os carvalhos, as rosas, as laranjeiras, os ipês e as perobas, para citar apenas alguns dos grupos familiares dentre aqueles discutidos em detalhes no Capítulo 9.

Um terceiro grande clado, com cerca de 65.000 espécies, corresponde às tradicionais **monocotiledôneas** (ou **Monocotyledonae**). Cerca de metade das espécies de monocotiledôneas são orquídeas (cerca de 20.000 espécies) ou gramíneas (cerca de 9.000 espécies), mas este grupo também inclui as palmeiras, as bromélias, as bananeiras, os antúrios, os lírios, as flores-de-lis e muitas outras plantas conhecidas e de variada importância (ver Capítulo 9).

Muitas das características tradicionalmente citadas como diagnósticas de monocotiledôneas – como as partes florais em número de múltiplos de três e pólen monossulcado – provavelmente antecederam ao surgimento desse clado (Soltis et al. 2005). Outras características, no entanto, parecem sustentar as monocotiledôneas, como os feixes vasculares distribuídos esparsamente no caule, a perda do câmbio vascular, as folhas com venação paralela e o desenvolvimento da lâmina foliar a partir da porção basal do primórdio foliar, mas a confirmação dessas sinapomorfias dependerá em determinar com maior grau de confidência quais são os seus grupos-irmãos e também as relações dentro do clado das monocotiledôneas. Interessantemente, a presença de uma folha embrionária, ou cotilédone, parece ainda ser o caráter morfológico que melhor distingue as monocotiledôneas (ver Figura 4.44).

É importante ressaltar que as relações filogenéticas que acabamos de apresentar estão em discordância com os sistemas de classificação tradicionais, nos quais as angiospermas estão divididas em dois grupos principais: as monocotiledôneas e as dicotiledôneas. Ao invés disso, as monocotiledôneas formam um clado que está inserido dentro das "dicotiledôneas", que são parafiléticas.

Polinização, dispersão e formas de vida das angiospermas

Muito da diversidade floral está relacionado à biologia da polinização (ver Capítulo 4). A polinização por insetos (entomófila) é conhecida para diversas linhagens de plantas com sementes que não as angiospermas: as Cycadales modernas e as gnetófitas, assim como as Bennettitales fósseis e possivelmente algumas "samambaias com sementes" do Mesozóico. A polinização entomófila aparentemente se estabeleceu durante o surgimento do clado principal das angiospermas. Ela deve ter sido inicialmente desempenhada por insetos comedores ou coletores de pólen, particularmente besouros e moscas; flores polinizadas por insetos coletores de néctar evoluíram em um momento posterior. Essas conclusões são sustentadas pela morfologia dos fósseis mais antigos de angiospermas, assim como pelo conhecimento sobre os mecanismos de polinização em membros atuais das linhagens basais de angiospermas (Friis et al. 1987; Thien et al. 2000).

Ainda é incerto o quanto a polinização entomófila influenciou a diversificação inicial das angiospermas, porém a evolução das plantas com flores parece não ter afetado de forma significativa a origem das principais linhagens de insetos, que evoluíram muito antes. Todavia, é bastante claro que a diversificação em alguns grupos de angiospermas e linhagens de insetos está de certa forma conectada.

A variação na morfologia do fruto está grandemente relacionada aos diferentes agentes dispersores (ver Capítulo 4). Frutos e sementes fósseis do Cretáceo são em geral pequenos, e não há evidência direta de especializações para a dispersão por mamíferos ou aves (ver Friis et al. 1987). Adaptações para a dispersão por animais frugívoros ou granívoros parecem não ter ocorrido antes do final do Cretáceo e, em diversas linhagens, originaram-se provavelmente no Terciário. Embora as florestas tropicais dominadas por angiospermas tenham surgido já no Cretáceo (Davis et al. 2005), evidência fóssil indica que esse domínio não se disseminou para outros ambientes até o Terciário inferior, momento este coincidente com a radiação dos pássaros e mamíferos modernos. A evolução de frutos e sementes grandes e coloridas está ligada à evolução desses grupos de animais.

Por fim, é interessante observar a evolução das formas de vida dentro das angiospermas e de que modo ela pode ter influenciado a diversificação do grupo. A maioria dos estudos recentes posiciona linhagens de plantas lenhosas na base da árvore das angiospermas. *Amborella* e Austrobaileyales são, em sua maioria, arbustos ou arvoretas, embora também mostrem uma tendência à forma de crescimento volúvel. Seus representantes atuais habitam o sub-bosque de florestas úmidas e apresentam adaptações para a vida em ambientes com baixa disponibilidade de luz. Uma das hipóteses em debate é a de que as primeiras angiospermas cresceram em hábitats perturbados de sub-bosque ou em ambientes sombreados próximos à água, e que a sua saída para ambientes variados pode ter estimulado a diversificação dentro das angiospermas-núcleo (Feild et al. 2004). Uma importante exceção entre as linhagens basais é o clado das Nymphaeales, cujos integrantes são herbáceos e habitam ambientes aquáticos com grande exposição à luz. O táxon extinto *Archaefructus*, cujas relações permanecem ainda incertas, também era uma provável planta aquática (Sun et al. 2002; Friis et al. 2003).

O hábito herbáceo evoluiu cedo nas angiospermas e desenvolveu-se diversas vezes de forma independente – por exemplo, em Nymphaeales, Chloranthaceae, Piperales e nas monocotiledôneas. Em diversos casos, esse desenvolvimento parece estar correlacionado à colonização do ambiente aquático. Formas grandes e lenhosas reevoluíram a partir de plantas herbáceas em algumas ocasiões, embora a evolução do lenho "normal" tenha sido impedida nas monocotiledôneas pela perda do câmbio vascular. Dentro das monocotiledôneas, o crescimento em altura foi adquirido de diferentes formas alternativas – por exemplo, por meio de um mecanismo de espessamento especializado no meristema apical das palmeiras; pelas bases foliares largas e rígidas das bananeiras e grupos relacionados e pela formação de um câmbio vascular anômalo em Ruscaceae, Agavaceae e alguns poucos *taxa* próximos (ver Capítulo 9).

Dentro das eudicotiledôneas, é fácil observar uma enorme variação no hábito, mas novamente ocorreram diversas mudanças do hábito lenhoso para o herbáceo, alguns destes bastante cedo na evolução do grupo. Por exemplo, as formas herbáceas das papoulas (Papaveraceae) e das Ranunculaceae parecem ter evoluído precocemente, e de forma independente, em uma das primeiras linhagens de eudicotiledôneas, as Ranunculales. *Nelumbo*, a planta da flor-de-lótus, representa outro exemplo de evolução precoce do hábito herbáceo relacionado a uma mudança para o ambiente aquático.

Uma importante tendência nas eudicotiledôneas é a derivação de linhagens herbáceas adaptadas a zonas climáticas temperadas a partir de linhagens de plantas tropicais lenhosas (Judd et al. 1994). Essas transições com freqüência parecem estar correlacionadas com acréscimos na taxa de diversificação (Judd et al. 1994; Magallón e Sanderson 2001) e ligadas, ao menos em parte, à expansão geográfica de várias dessas linhagens (p. ex., ao longo do Hemisfério Norte durante o Terciário; ver Donoghue e Smith 2004). Analisados conjuntamente, todos esses fatores parecem ter influenciado de forma significativa a diversificação das angiospermas.

Resumo

O enorme progresso realizado nas últimas décadas na elucidação das relações filogenéticas teve um grande impacto no conhecimento sobre a evolução das plantas verdes. Análises filogenéticas recentes demonstraram que alguns grupos tradicionalmente reconhecidos não são monofiléticos. As "plantas" (eucariontes autotróficos), por exemplo, originaram-se independentemente a partir de eventos de endossimbiose. Dentro do clado das plantas verdes, as tradicionais "algas verdes" são parafiléticas em relação às plantas terrestres, assim como as "briófitas" em relação às plantas vasculares, as "plantas vasculares sem sementes" em relação às plantas com sementes, as "gimnospermas" em relação às angiospermas e as "dicotiledôneas" em relação às monocotiledôneas. Ao mesmo tempo em que estes grupos tradicionais são reavaliados, novos e importantes clados estão sendo identificados, como o das estreptófitas (parte das "algas verdes" mais as embriófitas) e o das eufilófitas (parte das "plantas vasculares sem sementes" mais as espermatófitas).

Um grande número de questões filogenéticas que há tempos intrigam os pesquisadores tem sido recentemente solucionado com um alto grau de certeza. Por exemplo, as Psilotales não são remanescentes das primeiras plantas vasculares, mas sim parte do clado das monilófitas. Além disso, a base da árvore filogenética das angiospermas está finalmente sendo desvendada, com as linhagens de *Amborella* e de Nymphaeales tendo divergido antes do clado das angiospermas-núcleo, que inclui as eudicotiledôneas e as monocotiledôneas.

Embora o progresso no conhecimento filogenético tenha sido consideravelmente rápido, muitas questões cruciais ainda permanecem em aberto. Por exemplo, há muito mais incertezas hoje sobre as relações entre as principais linhagens de plantas com sementes do que a dez anos atrás. Qual o posicionamento correto das gnetófitas, e qual é o grupo-irmão das angiospermas? E, dentro das angiospermas-núcleo, quais são os grupos-irmãos das monocotiledôneas e das eudicotiledôneas?

Essas importantes questões têm se mostrado difíceis de solucionar, mas o sucesso alcançado nas últimas décadas sugere que as respostas virão em um momento futuro. A experiência acumulada também demonstra que análises que integram evidências de diferentes fontes – dados moleculares, morfologia, ontogenia e registro fóssil – representam o melhor caminho para o sucesso.

BIBLIOGRAFIA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

As referências marcadas com um asterisco representam revisões recentes focadas em relações filogenéticas e são especialmente recomendadas para obter informações adicionais e pontos de vista. As referências marcadas com um símbolo de cruz representam textos sobre anatomia comparada de plantas, morfologia e paleobotânica que podem ser consultados para a obtenção de informações importantes sobre caracteres específicos e grupos de organismos.

Andersen, R. A. 2004. Biology and systematics of heterokont and haptophyte algae. *Am. J. Bot. 91:* 1508-1522.

Arber, E. A. N. and J. Parkin. 1907. On the origin of angiosperms. *Bot. J. Linnean Soc.* 38: 29-80.

*Baldauf, S. L., D. Bhattacharya, J. Cockrill, P. Hugenholtz, J. Pawlowski and R. G. B. Simpson. 2004. The Tree of Life: An overview. In *Assembling the Tree of Life,* J. Cracraft and M. Donoghue (eds.), 43-75. Oxford University Press, New York.

Barkman, T. J., G. Chenery, J. R. McNeal, J. Lyons-Weiler and C. W. de Pamphilis. 2000. Independent and combined analyses of sequences from all three genomic compartments converge on the root of flowering plant phylogeny. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 13166-13171.

Barnes, R. S. K (ed.). 1998. *The diversity of living organisms.* Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Bateman, R. M. and W. A. DiMichele. 1994. Heterospory: The most iterative key innovation in the evolutionary history of the plant kingdom. *Biol. Rev.* 69: 345-417.

*Bateman, R. M., P. R. Grane, W. A. DiMichele, P. R. Kenrick, N. P. Rowe, T. Speck and W. E. Stein. 1998. Early evolution of land plants: Phylogeny, physiology and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 263-292.

Beck, C. B. 1981. *Archaeopteris* and its role in vascular plant evolution. In *Paleobotany, paleoecology, and evolution,* K. J. Niklas (ed.), vol. I, 193-230. Praeger, New York.

Beck, C. B. (ed.). 1988. *Origin and evolution of gymnosperms*. Columbia University Press, New York.

Bell, C. D., D. E. Soltis and P. S. Soltis. 2005. The age of angiosperms: A molecular timescale without a clock. *Evolution* 59: 1245-1258.

Bierhorst, D. W. 1977. The systematic position of *Psilotum* and *Tmesipteris*. *Brittonia* 29: 3-13.

†Bold, H. C. 1967. *Morphology of plants*, 2nd ed. Harper & Row, New York.

†Bold, H. C. and M. J. Wynne. 1985. *Introduction to the algae: Structure and reproduction*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.

Bowe, L. M., G. Coat and C. W. dePamphilis. 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are conifers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97:* 4092-4097.

Boyce, C. K. and A. H. Knoll. 2002. Evolution of developmental potential and the multiple independent origins of leaves in Paleozoic vascular plants. *Paleobiology* 28: 70-100,

Burleigh, J. G. and S. Mathews. 2004. Phylogenetic signal in nucleotide data from seed plants: Implications for resolving the seed plant tree of life. *Am. J. Bot.* 91: 1599-1613.

Chaw, S. M., C. L. Parkinson, Y. C. Cheng, T. M. Vincent and J. D. Palmer. 2000. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97:* 4086-4091.

Cichan, M. A. and T. N. Taylor. 1990. Evolution of cambium in geological time–A reappraisal. In *The vascular cambium*, M. Iqbal (ed.), 213-228. Wiley, Somerset, UK.

Crane, P. R. 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 716-793.

Crane, P. R. 1996. The fossil history of the Gnetales. *Int. J. Plant Sci.* 157: S50-S57.

Crane, P. R., E. M. Friis and K. R. Pedersen. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.

Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. New York Botanical Garden, New York.

Davis, C. C., C. O. Webb, K. J. Wurdack, C. A. Jaramillo and M. J. Donoghue. 2005. Explosive radiation of Malpighiales suggests a mid-Cretaceous origin of rain forests. *Am. Nat.* E36-E65.

*Delwiche, C. F., R. A. Andersen, D. Bhattacharya, B. D. Mishler and R. C. McCourt. 2004. Algal evolution and the early radiation of green plants. In *Assembling the Tree of Life*, J. Cracraft and M. Donoghue (eds.), 121-137. Oxford University Press, New York.

Donoghue, M. J. 2005. Key innovations, convergence, and success: Macroevolutionary lessons from plant phylogeny. *Paleobiology* 31(2): 77-93.

Donoghue, M. J. and J. A. Doyle. 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 1, P. Crane and S. Blackmore (eds.), 17-45. Clarendon, Oxford.

Donoghue, M. J. and J. A. Doyle. 2000. Demise of the anthophyte hypothesis? *Curr. Biol.* 10: R106-R109.

Donoghue, M. J. and S. A. Smith. 2004. Patterns in the assembly of temperate forests around the Northern Hemisphere. *Philos. Trans. R. Soc. London* B 359: 1633-1644.

*Doyle, J. A. 1998. Phylogeny of the vascular plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 567-599.

Doyle, J. A. 2005. Early evolution of angiosperm pollen as inferred from molecular and morphological phylogenetic analyses. *Grana* 44: 227-251.

Doyle, J. A. 2006. Seed ferns and the origin of angiosperms. *J. Torrey Bot. Sci.* 133: 169-209.

Doyle, J. A. and M. J. Donoghue. 1986. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms: An experimental cladistic approach. *Bot. Rev. 52:* 321-431.

Doyle, J. A. and M. J. Donoghue. 1993. Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiology* 19:141-167.

Doyle, J. A. and P. K. Endress. 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: Comparison and combination with molecular data. *Int. J. Plant Sci.* 161: S121-S153.

Endress, P. K. and A. Igersheim. 2000a. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 161: S211-S223.

Endress, P. K. and A. Igersheim. 2000b. The reproductive structures of the basal angiosperm *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Int. J. Plant Sci.* 161: S237-S248.

†Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. Wiley, New York.

Feild, T. S., M. A. Zweiniecki, T. Brodribb, T. Jaffre, M. J. Donoghue and N. M. Holbrook. 2000. Structure and function of tracheary elements in *Amborella trichopoda*. *Int. J. Plant Sci.* 161: 705-712.

Feild, T. S, N. C. Arens, J. A. Doyle, T. E. Dawson and M. J. Donoghue. 2004. Dark and disturbed: A new image of early angiosperm ecology. *Paleobiology* 30: 82-107.

Florin, R. 1954. The female reproductive organs of conifers and taxads. *Biol. Rev. 29:* 367-389.

Friedman, W. E. 2006. Embryological evidence for developmental lability during early angiosperm evolution. *Nature* 441: 337-340.

Friedman, W. E. and S. K. Floyd. 2001. Perspective: The origin of flowering plants and their reproductive biology. A tale of two phylogenies. *Evolution* 55: 217-231.

Friedman, W. E. and J. H. Williams. 2004. Developmental evolution of the sexual process in ancient flowering plant lineages. *Plant Cell* 16: S119-S132.

Friis, E. M., W. G. Chaloner and P. R. Crane. 1987. *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.

Friis, E. M., K. R. Pederson and P. R. Crane. 2001. Fossil evidence of water lilies (Nymphaeales) in the early Cretaceous. *Nature* 410: 356-360.

Friis, E. M., J. A. Doyle, P. K. Endress and Q. Leng. 2003. *Archaefructus*–angiosperm precursor or specialized early angiosperm? *Trends Plant Sci.* 8: 369-373.

Friis, E. M, K. R. Pedersen and P. R. Crane. 2005. When Earth started blooming: Insights from the fossil record. *Curr. Opinion Plant Biol. 8:* 5-12.

Frohlich, M. W. and D. S. Parker. 2000. The mostly male theory of flower evolutionary origins: From genes to fossils. *Syst. Bot.* 25: 155-170.

Furness, C. A. and P. J. Rudall. 2004. Pollen aperture evolution–a crucial factor for eudicot success? *Trends Plant Sci. 9:* 154-158.

†Gifford, E. M. and A. S. Foster. 1989. *Morphology and evolution of vascular plants*, 3rd ed. Freeman, New York.

Graham, L. E. 1993. *Origin of the land plants*. Wiley, New York.

Graham, L. E. and L. W. Wilcox. 2000. The origin of alternation of generations in land plants: A focus on matrotrophy and hexose transport. *Philos. Trans. R. Soc. London* B 355: 757-767.

Graham, S. W. and R. G. Olmstead. 2000. Utility of 17 chloroplast genes for inferring the phylogeny of basal angiosperms. *Am. J. Bot.* 87: 1712-1730.

Hackett, J. D., D. M. Anderson, D. L. Erdner and D. Bhattacharya. 2004. Dinoflagellates: A remarkable evolutionary experiment. *Am. J. Bot.* 91: 1523-1534.

Heckman, D. S., D. M. Geiser, B. R. Eidell, R. L. Stauffer, N. L. Kardos and S. B. Hedges. 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science* 293: 1129-1133.

Howarth, D. G. and M. J. Donoghue. 2006. Phylogenetic analyses of the "ECE" (CYC/TB1) clade reveal duplications that predate the core eudicots. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 103: 9101-9106.

Judd, W. S. and R. G. Olmstead. 2004. A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships. *Am. J. Bot.* 91: 1627-1644.

Judd, W. S., R. W. Sanders and M. J. Donoghue. 1994. Angiosperm family pairs–Preliminary phylogenetic analyses. *Harvard Pap. Bot.* 5: 1-51.

Karol, K. G., R. M. McCourt, M. T. Cimino and C. F. Delwiche. 2001. The closest living relatives of land plants. *Science* 294: 2351-2353.

Kato, M. and H. Akiyama. 2005. Interpolation hypothesis for origin of the vegetative sporophyte of land plants. *Taxon* 54: 443-450.

*Keeling, P. J. 2004. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *Am. J. Bot.* 91: 1481-1493.

Kenrick, P. and P. R. Crane. 1997a. *The origin and early diversification of land plants: A cladistic study*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Kenrick, P. and P. R. Crane. 1997b. The origin and early evolution of plants on land. *Nature* 389: 33-39.

Kim, E, L. W. Wilcox, M. W. Fawley and L. E. Graham. 2006. Phylogenetic position of the green flagellate *Mesostigma* based on α-tubulin and p-tubulin gene sequences. *Int. J. Plant Sci.* 167: 873-883.

Kramer, E. M. and J. C. Hall. 2005. Evolutionary dynamics of genes controlling floral development. *Curr. Opinion Plant Biol.* 8: 13-18.

Leebens-Mack, J. and 8 others. 2005. Identifying the basal angiosperm node in chloroplast genome phylogenies: Sampling one's way out of the Felsenstein zone. *Mol. Biol. Evol* 22: 1948-1963.

*Lewis, L. A. and R. M. McCourt. 2004. Green algae and the origin of land plants. *Am. J. Bot.* 91: 1535-1556.

Ligrone, R., J. G. Duckett and J. S. Renzaglia. 2000. Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes. *Philos. Trans. R. Soc. London* B 355: 795-813.

Lutzoni, E, M. Pagel and V. Reeb. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature* 411: 937-940.

Magallón, S. and M. J. Sanderson. 2001. Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution* 55: 1762-1780.

Magallón, S. and M. J. Sanderson. 2002. Relationships among seed plants inferred from highly conserved genes: Sorting conflicting phylogenetic signals among andent lineages. *Am. J. Bot.* 89:1991-2006.

Martin, W. and 9 others. 2002. Evolutionary analysis of *Arabidopsis*, cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 12246-12251.

Mathews, S. and M. J. Donoghue. 1999. The root of angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochrome genes. *Science* 286: 947-950.

Mattox, K. R. and K. D. Stewart. 1984. The classification of green algae: A concept based on comparative cytology. In *The systematics of the green algae*, D. Irvine and D. Johns (eds.), 29-72. Academic Press, London.

Mishler, B. D. and S. P. Churchill. 1985. Transition to a land flora: Phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes. *Cladistics* 1: 305-328.

†Niklas, K. J. 1997. *The evolutionary biology of plants*. University of Chicago Press, Chicago.

Nixon, K. C., W. L. Crepet, D. Stevenson and E. M. Friis. 1994. A reevaluation of seed plant phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 484-533.

Norton, T. A., M. Melkonian and R. A. Andersen. 1996. Algal biodiversity. *Phycologia* 35: 308-326.

O'Hara, R. J. 1992. Telling the tree: Narrative representation and the study of evolutionary history. *Biol. Philos.* 7: 135-160.

Palmer, J. D. 2003. The symbiotic birth and spread of plastids: How many times and whodunit? *J. Phycol.* 39: 4-11.

Parkinson, C. L., K. L. Adams and J. D. Palmer. 1999. Multigene analyses identify the three earliest lineages of extant flowering plants. *Curr. Biol.* 9: 1485-1488.

Phillips, T. L. and W. A. DiMichele. 1992. Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in Late Carboniferous swamps of Euramerica. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 560-588.

Pickett-Heaps, J. D. 1979. Electron microscopy and the phylogeny of green algae and land plants. *Am. Zool.* 19: 545-554.

Pombert, J. F., C. Otis, C. Lemieux and M. Turmel. 2005. The chloroplast genome sequence of the green alga *Pseudendodonium akinetum* (Ulvophyceae) reveals unusual structural features and new insights into the branching order of chlorophyte lineages. *Mol. Biol. Evol.* 22: 1903-1918.

Pryer, K. M., H. Schneider, A. R. Smith, R. Cranfill, P. G. Wolf, J. S. Hunt and S. D. Sipes. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622.

*Pryer, K. M., H. Schneider and S. Magallón. 2004a. The radiation of vascular plants. In *Assembling the Tree of Life*, J. Cracraft and M. Donoghue (eds.), 138-153. Oxford University Press, New York.

Pryer, K. M., E. Schuettpelz, P. G. Wolf, H. Schneider, A. R. Smith and R. Cranfill. 2004b. Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *Am. J. Bot.* 91: 1582-1598.

Qiu, Y.-L. and 9 others. 1999. The earliest angiosperms: Evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402: 404-407.

Qiu, Y.-L. and 19 others. 2005. Phylogenetic analyses of basal angiosperms based on nine plastid, mitochondrial, and nuclear genes. *Int. J. Plant Sci.* 166: 815-842.

Qiu, Y.-L. and 20 others. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103:15511-15516.

Rai, H. S., H. E. O'Brien, P. A. Reeves, R. G. Olmstead and S. W. Graham. 2003. Inference of higher-order relationships in the cycads from a large chloroplast data set. *Mol. Phyl. Evol.* 29: 350-359.

Raubeson, L. A. and R. K. Jansen. 1992. Chloroplast DNA evidence on the ancient evolutionary split in vascular plants. *Science* 255:1697-1699.

†Raven, P. H., R. F. Evert and S. E. Eichhorn. 2005. *Biology of plants*, 7th ed. Worth, New York.

Remy, W., P. G. Gensel and H. Hass. 1993. The gametophyte generation of some early Devonian land plants. *Int. J. Plant Sci.* 154: 35-58.

Renzaglia, K. S., R. J. Duff, D. L. Nickrent and D. J. Garbary. 2000. Vegetative and reproductive innovations of early land plants: Implications for a unified phylogeny. *Philos. Trans. R. Soc. London* B 355: 769-793.

Rothwell, G. W. 1999. Fossils and ferns in the resolution of land plant phylogeny. *Bot. Rev.* 65: 188-218.

Rothwell, G. W. and K. C. Nixon. 2006. How does the inclusion of fossil data change our conclusions about the phylogenetic history of Euphyllophytes? *Int. J. Plant Sci.* 167: 737-749.

Rydin, C, K. R. Pedersen and E. M. Friis. 2004. On the evolutionary history of *Ephedra:* Cretaceous fossils and extant molecules. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 16571-16576.

Sanderson, M. J. 2003. Molecular data from 27 proteins do not support a Precambrian origin of land plants. *Am. J. Bot.* 90: 954-956.

Sanderson, M. J. and J. A. Doyle. 2001. Sources of error and confidence intervals in estimating the age of angiosperms from *rcbL* and 18S rDNA data. *Am. J. Bot.* 88: 1499-1516.

Sanderson, M. J., M. F. Wojciechowski, J.-M. Hu, T. Sher Khan and S. G. Brady. 2000. Error, bias, and long branch attraction in data for rwo chloroplast photosystem genes in seed plants. *Mol. Biol. Evol.* 17: 782-797.

Saunders, G. W. and M. H. Hommersand. 2004. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data. *Am. J. Bot.* 91: 1494-1507.

†Scagel, R. F., R. J. Bandoni, G. E. Rouse, W. B. Schofield, J. R. Stein and T. M. C. Taylor. 1969. *Plant diversity: An evolutionary approach*. Wadsworth, Belmont, CA.

Serbet, R. and G. W. Rothwell. 1992. Characterizing the most primitive seed ferns. I. A reconstruction of *Elkinsia polymorpha*. *Int. J. Plant Sci.* 153: 602-621.

†Shaw, A. J. and B. Goffinet (eds.). 2000. *The biology of bryophytes*. Cambridge University Press, New York.

*Shaw, J. and K. Renzaglia. 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *Am. J. Bot.* 91: 1557-1581.

Smith, A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider and P. G. Wolf. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705-731.

Soltis, P. S., D. E. Soltis and M. W. Chase. 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature* 402: 402-404.

Soltis, P. S., D. E. Soltis, V. Savolainen, P. R. Crane and T. G. Barraclough. 2002. Rate heterogeneity among lineages of tracheophytes: Integration of molecular and fossil data and evidence for molecular living fossils. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 4430-4435.

*Soltis, P. S., D. E. Soltis, M. W. Chase, P. K. Endress and P. R. Crane. 2004. The diversification of flowering plants. In *Assembling the Tree of Life*, J. Cracraft and M. Donoghue (eds.), 154-167. Oxford University Press, New York.

*Soltis, D. E., P. S. Soltis, P. K. Endress and M. W. Chase. 2005. *Phylogeny and evolution of angiosperms*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Stefanovic, S., M. Jager, J. Deutsch, J. Broutin and M. Masselot. 1998. Phylogenetic relationships of conifers inferred from partial 28S rRNA gene sequences. *Am. J. Bot.* 85: 688-697.

Stewart, W. N. 1983. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press, Cambridge.

†Stewart, W. N. and G. W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*, 2nd ed. Cambridge University Press, New York.

Sun, G., Q. Ji, D. L. Dilcher, S. Zheng, K. C. Nixon and X. Wang. 2002. Archaefructaceae, a new basal angiosperm family. *Science* 296: 899-904.

Takhtajan, A. L. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.

Taylor, D. W. and L. J. Hickey. 1992. Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. *Plant Syst. Evol.* 180: 137-156.

†Taylor, T. N. and E. L. Taylor. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.

Taylor, T. N., H. Kerp and H. Hass. 2005. Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte stage. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 5892-5897.

Thien, L. B., H. Azuma and S. Kawano. 2000. New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 161: S225-S235.

Turmel, M., C. Otis and C. Lemieux. 2002. The complete mitochondrial DNA sequence of *Mesostigma viride* identifies this green alga as the earliest green plant divergence and predicts a highly compact mitochondrial genome in the ancestor of all green plants. *Mol. Biol. Evol.* 19: 24-38.

Waters, E. R. 2003. Molecular adaptation and the origin of land plants. *Mol. Phyl. Evol.* 29: 456-463.

Wellman, C. H., P. L. Osterloff and U. Mohiuddin. 2003. Fragments of the earliest land plants. *Nature* 425: 282-285.

Wolf, P. G. and 9 others. 2005. The first complete chloroplast genome sequence of a lycophyte, *Huperzia lucidula* (Lycopodiaceae). *Gene* 350: 117-128.

Won, H. and S. S. Renner. 2006. Dating dispersal and radiation in the gymnosperm *Gnetum* (Gnetales): Clock calibrations when outgroup relationships are uncertain. *Syst. Biol.* 55: 610-622.

Yoon, H. S., J. Hackett and D. Bhattacharya. 2002. A single origin of the peridinin-and fucoxanthin-containing plastids in dinoflagellates through tertiary endosymbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 11724-11729.

Zanis, M. J., D. E. Soltis, P. S. Soltis, S. Mathews and M. J. Donoghue. 2002. The root of the angiosperms revisited. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 6848-6853.

Zimmermann, W. 1965. *Die Telomtheorie*. Fischer, Stuttgart, Germany.

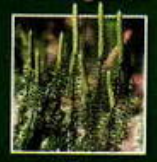
Licófitas, Samambaias e Gimnospermas

8

Este capítulo e o Capítulo 9 tratam sobre a diversidade das traqueófitas atuais. O termo *tracheo* refere-se à presença de traqueídes – células especializadas para o transporte de líquidos – e a raiz grega *phyton* significa planta. As traqueófitas constituem um grupo monofilético muito bem sustentado de plantas geralmente grandes (macroscópicas), com eixo do esporófito ramificado e tecidos bem desenvolvidos (com traqueídes no xilema e células crivadas no floema) para o transporte de água e carboidratos dentro da planta. Como descrito no Capítulo 7, as traqueófitas formam o principal clado das embriófitas (plantas terrestres) e estão inseridas dentro das "briófitas", que são parafiléticas (ver Figura 7.6). Isso implica a derivação das características das traqueófitas a partir daquelas encontradas nas linhagens de briófitas, nas quais um esporófito pequeno e não ramificado é nutricionalmente dependente da fase gametofítica, dominante no ciclo de vida.

Há duas linhagens principais dentro das traqueófitas: as licófitas e as eufilófitas (ver Figura 7.8). As eufilófitas, por sua vez, compreendem as duas principais linhagens de plantas atuais: as monilófitas (as samambaias, incluindo Psilotaceae e Equisetaceae) e as espermatófitas, ou plantas com sementes. Finalmente, dentro das plantas com sementes, encontram-se duas linhagens principais: gimnospermas (coníferas e outros grupos) e angiospermas (plantas com flores) (Tabela 8.1).

Gimnosperma significa "semente nua", e refere-se ao fato de que as sementes não estão envolvidas por carpelos, embora possam, na maturidade, estar envolvidas por escamas ou brácteas fusionadas, como as "bagas" de *Juniper*. Nas angiospermas, as sementes estão envolvidas por carpelos (*angio* significa "vaso", referindo-se ao carpelo).



Chave para os Principais Grupos de Traqueófitas

1. Gameta masculino biflagelado . . . . . **Licófitas**
1. Gameta masculino multiflagelado (ou desprovido de flagelos) . . . . . 2 **(Eufilófitas)**
2. Dispersão por esporos; sementes ausentes . . . . . 3 **(Monilófitas)**
2. Dispersão por meio de sementes . . . . . 6 **(Plantas com sementes)**
3. Folhas geralmente com menos de 2 cm de comprimento, com uma nervura não-ramificada ou desprovidas de nervuras, não divididas em folíolos 4
3. Folhas geralmente com mais de 2 cm de comprimento, com uma nervura ramificada, dividida ou não em folíolos 5
4. Folhas verticiladas, fusionadas na base, ramos – se presentes – verticilados; entrenós com sulcos verticais conspícuos; esporângios agrupados em esporangióforos peltados e dispostos em estróbilos; raízes presentes, com ramificação irregular . . . . . **Equisetaceae**
4. Folhas espiraladas, não fusionadas na base; caule sem sulcos longitudinais; esporângios às vezes associados com folhas bifurcadas ou lobadas; raízes ausentes . . . . . **Psilotaceae**
5. Folhas não enroladas e não se desenrolando durante o desenvolvimento; esporângios com parede com mais de uma célula de espessura, sem ânulo, dispostos ou embebidos em uma porção especial da folha (o *esporóforo*) . . . . . **Ophioglossaceae**
5. Folhas enroladas e desenrolando-se durante o desenvolvimento; esporângios com parede com uma célula de espessura, geralmente com ânulo, principalmente agrupados em soros na face abaxial da folha, menos freqüentemente esparsos na superfície abaxial da folha ou em esporocarpos . . . . . **Samambaias leptosporangiadas**
6. Presença de carpelos e endosperma . . . . . **Angiospermas**
6. Carpelos e endosperma ausentes . . . . . 7 **(Gimnospermas)**
7. Presença de elementos de vaso; folhas opostas, fusionadas na base . . . . . **Gnetales**
7. Ausência de elementos de vaso; folhas geralmente espiraladas, raramente opostas ou fusionadas na base 8
8. Gameta masculino não flagelado, transportado ao óvulo através de um tubo polínico; folhas simples, pequenas e em formato de escamas ou maiores e lineares, com canais resiníferos na maioria das espécies . . . **Coníferas**
8. Gameta masculino móvel, provido de flagelos; folhas pinado-compostas ou simples, grandes, de largura igual ou maior ao comprimento, resina – se presente – não em canais 9
9. Folhas pinadas ou bipinado-compostas, persistentes; caule geralmente curto, não-ramificado ou dicotomicamente ramificado, às vezes subterrâneo; óvulos dispostos na margem dos megasporófilos freqüentemente peltados, agregados no ápice do caule ou agrupados em estróbilos; camada mais externa da semente freqüentemente carnosa, mas de odor não desagradável; microsporângios agrupados na superfície abaxial de microsporófilos; presença de canais de mucilagem . . . . . **Cycadales**
9. Folhas simples, em formato de leque, decíduas; árvores grandes e ramificadas; 2 óvulos no ápice de um pedúnculo longo, com freqüência amadurece apenas 1; camada mais externa das sementes carnosa, de odor desagradável na maturidade; microsporângios aos pares no ápice de finos pedúnculos; ausência de canais de mucilagem . . . . . **Ginkgoaceae**

As relações filogenéticas entre as plantas com sementes ainda não estão bem resolvidas, embora estudos incluindo fósseis indiquem que plantas com sementes nuas são parafiléticas em relação às angiospermas (ver Figura 7.12). Uma possibilidade é de que Gnetales seja mais próxima das angiospermas do que das demais gimnospermas (a "hipótese das antófitas"). No entanto, estudos moleculares recentes sustentam a hipótese de que todas as gimnospermas atuais constituem um clado que é o grupo-irmão das angiospermas.

Este capítulo abrange as principais linhagens de traqueófitas, com exceção das angiospermas, que são tratadas em detalhes no Capítulo 9. Em conjunto, há cerca de 12.000 espécies de licófitas, monilófitas e gimnospermas. Isso representa aproximadamente 5% das espécies de angiospermas. Neste capítulo e no próximo, cada tratamento de família inclui uma descrição em que caracteres úteis na identificação são indicados em itálico, e sinapomorfias (que também podem ser úteis na identificação), em negrito; um breve resumo da distribuição e ecologia; o número estimado de gêneros e

TABELA 8.1 Famílias de traqueófitas, como classificadas neste livro[a]

LICÓFITAS

Lycopodiales
- **Lycopodiaceae** (p. 188)
- **Selaginellaceae** (p. 189)
- *Isoetaceae* (p. 187)

MONILÓFITAS (Samambaias)

Psilotales
- **Psilotaceae** (p. 191)

Ophioglossales
- **Ophioglossaceae** (p. 193)

Marattiales
- *Marattiaceae* (p. 190)

Equisetales
- **Equisetaceae** (p. 193)

Samambaias leptosporangiadas

Osmundales
- **Osmundaceae** (p. 197)

Hymenophyllales
- *Hymenophyllaceae* (p. 197)

Gleicheniales
- *Gleicheniaceae* (p. 197)
- *Dipterídaceae* (p. 197)
- *Matoniaceae* (p. 197)

Schizaeales
- *Schizaeaceae* (p. 197)

Salviniales
- **Marsileaceae** (p. 198)
- *Salviniaceae* (p. 198)

Cyatheales
- **Cyatheaceae** (p. 199)
- *Cibotiaceae* (p. 199)
- *Culcitaceae* (p. 199)
- *Dicksoniaceae* (p. 199)
- *Loxomataceae* (p. 199)
- *Metaxyaceae* (p. 199)
- *Plagiogyriaceae* (p. 199)
- *Thyrsopteridaceae* (p. 199)

Polypodiales
- **Dennstaedtiaceae** (p. 200)
- **Pteridaceae** (p. 201)
- **Aspleniaceae** (p. 201)
- **Thelypteridaceae** (p. 202)
- **"Woodsiaceae"** (p. 203)
- **Blechnaceae** (p. 203)
- **Onocleaceae** (p. 204)
- **Dryopteridaceae** (p. 204)
- **Polypodiaceae** (p. 205)
- *Davalliaceae* (p. 200)
- *Lindseaceae* (p. 200)
- *Lomariopsidaceae* (p. 200)
- *Oleandraceae* (p. 200)
- *Saccolomataceae* (p. 200)
- *Tectariaceae* (p. 200)

PLANTAS COM SEMENTES

Gymnosperms

Cycadales (*Cycas* e *taxa* afins)
- **Cycadaceae** (p. 207)
- **Zamiaceae** (p. 208)

Ginkgoales
- **Ginkgoaceae** (p. 208)

Coniferales (Coníferas)
- **Pinaceae** (p. 211)
- **Cupressaceae** (incluindo "Taxodiaceae") (p. 215)
- *Sciadopityaceae* (p. 217)
- **Podocarpaceae** (p. 217)
- **Araucariaceae** (p. 218)
- **Taxaceae** (p. 219)
- *Cephalotaxaceae* (p. 220)

Gnetales
- **Ephedraceae** (p. 220)
- *Gnetaceae* (p. 220)
- *Welwitschiaceae* (p. 220)

Angiospermas: ver Tabela 9.1

[a]Famílias que recebem tratamento completo no texto são indicadas em **negrito**, enquanto aquelas caracterizadas brevemente são indicadas em *itálico*. Os números de página (entre parênteses) indicam a discussão de cada família neste capítulo.

espécies (incluindo uma lista dos gêneros principais); uma lista das principais plantas de importância econômica e produtos; e uma discussão. A discussão de cada família contém informações sobre os caracteres que sustentam a monofilia da família, um breve resumo das relações filogenéticas dentro da família, informações sobre a biologia da polinização e dispersão (quando apropriado e relevante) e notas sobre outros assuntos de interesse biológico. Finalmente, o tratamento para cada família inclui uma lista de referências que são fontes de informações adicionais muito úteis.

Referências: Bowe et al. 2000; Burleigh and Mathews 2004; Chaw et al. 2000; Donoghue 1994; Doyle et al. 1994; Kenrick 2000; Kenrick and Crane 1997; Mishler et al. 1994; Nickrent et al. 2000; Nixon et al. 1994; Pryer et al. 2004; Renzaglia et al. 2000; Renzaglia et al. 2001; Rothwell 1999; Rydin et al. 2002; Stefanovic et al. 1998; Stewart and Rothwell 1993.

LICÓFITAS

Surgidas há pelo menos 400 milhões de anos, as licófitas atingiram os maiores tamanhos no Carbonífero (345-290 milhões de anos atrás), quando espécies arborescentes desse grupo, como *Lepidodendron* (que atingia até 40 m de altura e 2 metros de diâmetro basal), eram elementos florestais dominantes. Os vestígios dessas antigas árvores são os componentes principais dos depósitos de carvão comercialmente importantes da Europa e da América do Norte. Quase metade das plantas fósseis do Carbonífero são licófitas.

As licófitas modernas consistem em três famílias. Uma (Lycopodiaceae) é homosporada e as outras duas (Selaginellaceae e Isoetaceae) são heterosporadas. Os gametófitos das Lycopodiaceae são bissexuais, micorrízicos e geralmente subterrâneos. Eles podem ser parcialmente verdes e ocorrer próximos da superfície do solo ou inicialmente micorrízicos e tornarem-se fotossintéticos mais tarde. Os gametófitos de Selaginellaceae são unissexuais. Os megagametófitos projetam-se parcialmente para fora da parede do megásporo e os microgametófitos se desenvolvem completamente dentro do micrósporo, sendo que a parede deste se abre para liberar o anterozóide. Isoetaceae, que não é tratado em detalhes neste livro, é o grupo-irmão de Selaginellaceae. Isoetaceae abrange plantas terrestres ou aquáticas com caules curtos e eretos, semelhantes a cormos e geralmente providas de folhas longas (ver Figura 7.9J). Os esporângios embebidos na face abaxial das bases foliares são característicos. A família apresenta uma distribuição praticamente cosmopolita; o único gênero

Chave para as Famílias de Licófitas

1. Plantas homosporadas; folhas não-liguladas . . . . . **Lycopodiaceae**
1. Plantas heterosporadas; folhas liguladas, com uma pequena projeção na superfície adaxial 2
2. Esporângios solitários nas axilas de folhas modificadas ou não-modificadas; folhas geralmente menores de 2 cm de comprimento . . . . . **Selaginellaceae**
2. Esporângios pelo menos inicialmente embebidos na face adaxial da base foliar; folhas de 2-100 cm de comprimento . . . . . Isoetaceae

(*Isoetes*) apresenta cerca de 150 espécies. Curiosamente, as pequenas plantas de Isoetes são os parentes vivos mais próximos do clado ao qual pertenciam as antigas licófitas arbóreas fósseis.

Lycopodiales

Esta ordem contém três famílias, cerca de cinco gêneros e 1.280 espécies.

Lycopodiaceae Mirbel
(Família do licopódio)

Plantas terrestres ou epífitas em geral de 5-20 cm de altura (excepcionalmente até 2 m em espécies epífitas pendentes), *com caules de ramificação dicotômica*. Raízes com ramificações dicotômicas. Folhas simples (micrófilos), de 0,2-2 cm de comprimento, com 1 nervura não-ramificada, freqüentemente congestas e cobrindo o caule; lineares e mais ou menos expostas, ou em formato de escama e adpressas ao caule; opostas ou espiraladas. Esporângios ± reniformes, *deiscentes por uma fenda transversal que divide o esporângio em dois; solitários na axila foliar ou dispostos nas bases foliares*, esporofilos não-modificados ou modificados e às vezes agrupados em estróbilos. Plantas homosporadas; esporos subglobosos a tetraédricos, com sulco trífido. Gemas (pequenas estruturas de diversos tamanhos e formatos que se separam da planta, promovendo a reprodução vegetativa) presentes em algumas espécies de *Huperzia* (Figura 8.1).

Distribuição e ecologia: plantas cosmopolitas, raras em ambientes áridos; mais diversificadas em ambientes tropicais montanos.

Gêneros/espécies: cerca de 3/380. ***Principais gêneros:*** *Huperzia* (300 spp.), *Lycopodiella* (40) e *Lycopodium* (40).

Importância econômica e produtos: a família não apresenta importância econômica significativa. Compostos oleosos e inflamáveis presentes nos esporos acendem rapidamente e eram utilizados por magos e feiticeiros na Idade Média. Esses esporos foram também utilizados para criar efeito de *flash* no início da fotografia e nas primeiras fotocopiadoras experimentais. Os esporos têm sido utilizados como lu-

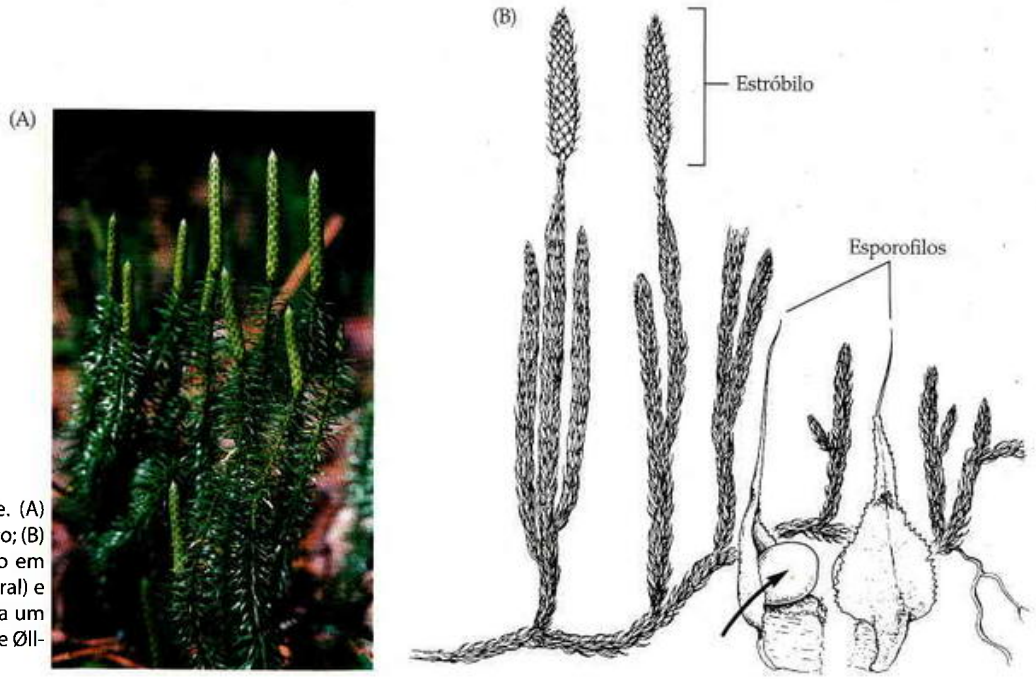


FIGURA 8.1 Lycopodiaceae. (A) *Lycopodium annotinum*: hábito; (B) *L. clavatum*: hábito (ilustrado em dois terços do tamanho natural) e esporofilos (x 7); a seta indica um esporângio. (B reproduzido de Øllgaard 1990.)

brificantes industriais e foram no passado utilizados para evitar a aderência da borracha em preservativos e luvas cirúrgicas.

Discussão: existem problemas taxonômicos na delimitação dos gêneros e espécies de Lycopodiaceae. Tradicionalmente a família tem sido tratada incluindo apenas o gênero *Lycopodium*, mas é aqui aceita abrangendo três gêneros. Alguns desses gêneros contêm seções monofiléticas que têm sido aceitas por alguns autores como gêneros. Análises de DNA do gene *rbcL* dividem a família em um clado *Huperzia* e um clado *Lycopodiella-Lycopodium*. Uma espécie peculiar, às vezes incluída em um gênero à parte (*Phylloglossum*), consiste em plantas muito reduzidas, de cerca de 5 cm de altura, adaptadas a hábitats áridos da Austrália, Nova Zelândia e Tasmânia. Caracteres morfológicos do gametófito, bem como seqüências de *rbcL*, sustentam a inclusão dessa espécie em *Huperzia*. As espécies de *Huperzia* são principalmente epífitas tropicais, com os esporângios dispostos nas axilas foliares e não agregados em estróbilos. *Huperzia* é dividido em um clado neotropical e outro clado paleotropical; acredita-se que ambos os clados se diversificaram após a separação de África e América do Sul, cerca de 80 milhões de anos atrás. Lycopodiaceae é uma família antiga cuja origem remonta a cerca de 380 milhões de anos atrás, mas muitas das espécies atuais são relativamente jovens. A formação de florestas latifoliadas criou um sub-bosque sombrio, favorecendo a evolução do epifitismo nos ancestrais de *Huperzia*. O hábito terrestre aparentemente evoluiu pelo menos duas vezes em ambientes montanos neotropicais; acredita-se que uma dessas reversões seja em resposta à formação dos Andes, cerca de 15 milhões de anos atrás. A delimitação específica em *Huperzia* é problemática, em parte devido a freqüentes eventos de hibridização interespecífica.

O clado *Lycopodiella-Lycopodium* apresenta distribuição primariamente temperada e seus esporângios estão geralmente dispostos em estróbilos conspícuos. Alguns clados dentro desses dois gêneros apresentam distribuição maior que o clado neotropical, e o clado paleotropical de *Huperzia* e algumas espécies, como *Lycopodium clavatum*, são praticamente cosmopolitas.

Os integrantes dessa família apresentam um número cromossômico somático de cerca de 275. Esse número alto provavelmente decorre de repetidos eventos de poliploidia, ou essas plantas podem ser simplesmente diplóides com altos números cromossômicos.

Referências: DiMichele and Skog 1992; Kenrick and Crane 1997; Lellinger 1985; Øllgaard 1990,1992; Soltis and Soltis 1988; Tryon and Tryon 1982; Wagner and Beitel 1992, 1993; Wikström 1999; Wikström and Kenrick 1997; Wikström and Kenrick 2000; Wikström and Kenrick 2001.

Selaginellaceae Willk

(Família da selaginela)

Plantas geralmente terrestres, herbáceas e perenes com menos de 2 cm de altura. Raízes com ramificações dicotômicas; rizóforos geralmente produzidos a partir do caule e apresentando ramificações dicotômicas. Caules eretos ou rasteiros. *Folhas com cerca de 0,5-1 cm de comprimento, em disposição espiralada e freqüentemente 4 por verticilo nos ramos terminais e secundários*; liguladas; muitas vezes dimórficas; aquelas na face superior do caule menores do que as da face inferior; com uma única nervura não-ramificada; providas de lígula. Plantas heterosporadas; **esporângios dispostos nas axilas ou próximos das axilas de esporofilos bem diferenciados, em geral dispostos em estróbilos de 4 lados** (raramente cilíndricos); estróbilos geralmente terminais, providos de megasporângios ou de microsporângios, ou de ambos os tipos de esporângio; megasporângios geralmente providos de 4 esporos de 200-600 µm de diâmetro, com superfície distinta e conspicuamente ornamentada com projeções de diversos formatos; microsporângios com mais de 100 micrósporos de 20-60 µm de diâmetro (Figura 8.2; ver também Figura 7.9F-I).

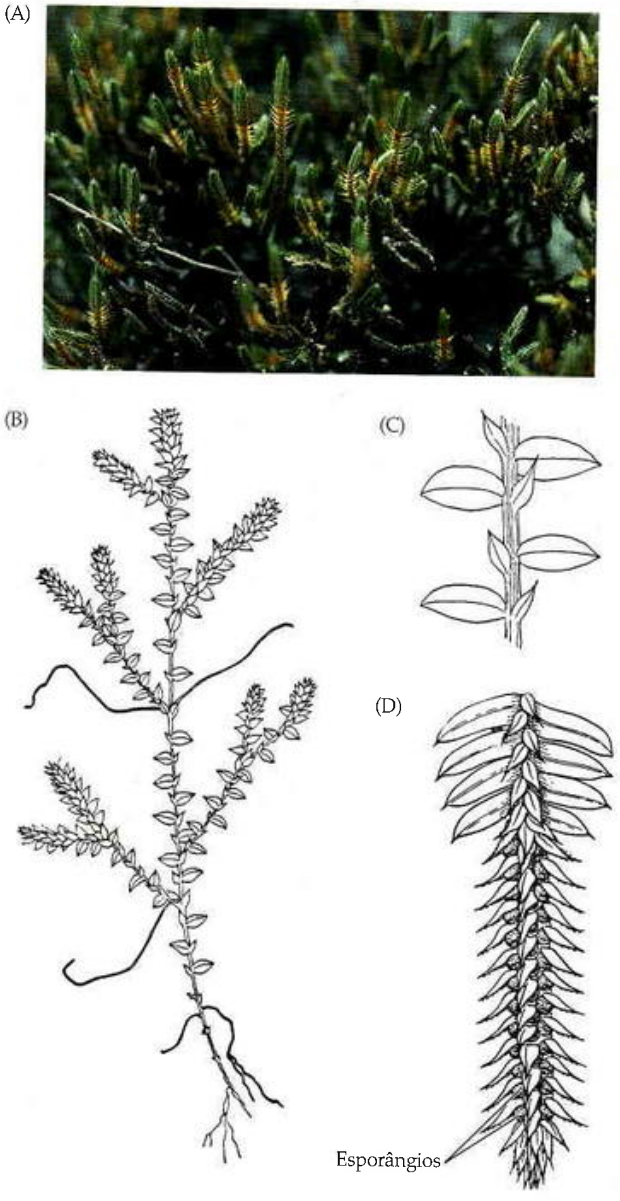


FIGURA 8.2 Selaginellaceae. (A) *Selaginella arenicola*: hábito; (B, C) *S. apoda*: (B) hábito (x 1,5); (C) porção estéril da planta (x 12). (D) *S. myosurus*: estróbilo e ramo vegetativo que o carrega (x 6). (B, C reproduzidos de Billington 1952; D de Alston 1932.)

Distribuição e ecologia: plantas principalmente tropicais, que ocorrem em grande diversidade de hábitats, com poucas espécies que se estendem até as regiões árticas de ambos os hemisférios.

Gênero/espécies: 1 (*Selaginella*)/750.

Importância econômica e produtos: a família não apresenta importância econômica, embora algumas espécies sejam ornamentais.

Discussão: conhecem-se fósseis desta família oriundos de ambientes tropicais úmidos de 350 milhões de anos atrás. O dimorfismo foliar apareceu cedo na história evolutiva da família, na forma de folhas pequenas na face superior dos caules. Acredita-se que esse dimorfismo foliar seja uma adaptação para ambientes de pouca luminosidade, o que pode ter sido importante para as antigas e as modernas espécies de Selaginellaceae, pois esses *taxa* ocorrem principalmente no solo de florestas.

A maioria das espécies da família ocorre em florestas tropicais úmidas, mas muitas espécies são capazes de sobreviver a longos períodos de estiagem, pois as folhas estão cobertas com uma cutícula espessa e os ramos podem se enrolar. Essas plantas aparentemente mortas podem reviver rapidamente desenrolando seus ramos, e por isso, são popularmente conhecidas como "plantas da ressurreição". Essa capacidade de reidratação evoluiu pelo menos três vezes no gênero.

Embora o hábito e a presença de folhas pequenas tornem muitas espécies de Lycopodiaceae e Selaginellaceae superficialmente semelhantes, a presença de heterosporia e de folhas liguladas são sinapomorfias que sustentam a afinidade entre Selaginellaceae e Isoetaceae.

Referências: Jermy 1990a,b; Kenrick and Crane 1997; Korall and Kenrick 2002 (a Figura 3 deste trabalho mostra importantes caracteres morfológicos); Lellinger 1985; Manhart 1995; Taylor et al. 1993; Tryon and Tryon 1982; Valdespino 1993; Webster 1992.

MONILÓFITAS (SAMAMBAIAS)

As monilófitas, ou samambaias, apresentam grande diversidade morfológica. A grande maioria dos integrantes deste clado apresenta caules subterrâneos e conjuntos de folhas compostas ou profundamente lobadas, providas de muitas nervuras e comparativamente grandes (até 7 m ou mais de comprimento). Essas folhas são às vezes denominadas de frondes, e seus pecíolos, de estipes.

As samambaias incluem também plantas cujas folhas são simples ou lembram aquelas dos trevos, samambaias arborescentes com até 20 m de altura e plantas aquáticas com folhas filiformes. Dois grupos referidos por muito tempo como "próximos das samambaias" – Psilotaceae e Equisetaceae – apresentam, com poucas exceções, folhas pequenas com uma ou nenhuma nervura e não se parecem superficialmente com as samambaias. Por mais de 30 anos, no entanto, alguns pesquisadores têm sugerido que Psilotaceae e Equisetaceae são samambaias muito modificadas, e pesquisas recentes utilizando DNA claramente sustentam esse ponto de vista (ver Capítulo 7). Análises filogenéticas indicam que as samambaias, como definidas neste texto, são monofiléticas. As samambaias abrangem cerca de 300 gêneros e 9.000 espécies, com plantas de uns poucos centímetros até de 20 m de altura.

Encontramos dois tipos de esporângios dentro das samambaias: **eusporângios** são plesiomórficos e a parede do esporângio apresenta duas ou mais camadas de células no período de deiscência. Nos **leptosporângios** a parede do esporângio é constituída por uma única camada de células. A condição eusporangiada caracteriza Psilotaceae, Ophioglossaceae, Equisetaceae e Marattiaceae (bem como as licófitas). Marattiaceae contém 4-7 gêneros e cerca de 300 espécies que ocorrem principalmente no solo úmido de florestas tropicais; essa família não é tratada em detalhes neste livro.

A grande maioria das samambaias apresenta esporângios leptosporangiados. Além da espessura da parede do esporângio, a evolução das samambaias leptosporangiadas está associada com outros quatro caracteres morfológicos únicos: o **ânulo** (que será descrito adiante); o pedúnculo do esporângio com 4-6 células de espessura em secção transversal; a primeira divisão zigótica vertical e pontoações escalariformes e areoladas no xilema primário. Rearranjos no genoma do cloroplasto e caracteres de DNA também sustentam a monofilia das samambaias leptosporangiadas.

Seqüências de DNA de três genes de cloroplasto (*rbcL*, *atpB* e *rps4*) e do gene nuclear 18S rDNA sustentam fortemente a proximidade entre Ophioglossaceae e Psilotaceae (Figura 8.3). As afinidades filogenéticas de Ophioglossaceae têm sido um dilema por longo tempo. Com base em caracteres morfológicos, acreditava-se que fossem distantemente relacionadas com outras traqueófitas ou com um grupo de plantas extintas denominadas pró-gimnospermas. As afinidades de Marattiaceae são ainda confusas. As mesmas evidências de DNA que esclareceram o parentesco entre Ophioglossaceae e Psilotaceae situam Equisetaceae e Marattiaceae em um clado que é o grupo-irmão das samambaias leptosporangiadas (ver Capítulo 7). O suporte para esse clado é fraco e, por isso, não o incluímos na Figura 8.3.

Caracteres como forma, tamanho e simetria do esporo, bem como o formato de uma fenda proeminente – seja reta ou trífida – e a natureza das camadas superficiais da parede do esporo têm apresentado utilidade taxonômica em todos os níveis dentro das monilófitas. Os esporos dessas plantas são muito pequenos e produzidos em grandes quantidades; estima-se que um indivíduo de samambaia arborescente do gênero *Cyathea* produz 1.250.000.000.000 esporos em toda a sua vida. A dispersão dos esporos é facilitada por adaptações como a presença de elatérios em *Equisetum* e a presença do ânulo na maioria das samambaias (ver a seguir).

A maioria das samambaias é homosporada, produzindo um único tipo de esporo. Seus gametófitos são pelo menos potencialmente bissexuais, produzindo ambos os tipos de gametas: oosfera (em arquegônios) e anterozóides (em anterídios; Figura 8.4). Assim, gametófitos isolados podem produzir zigotos e dar início por si só a uma nova população. Dispersão a longa distância é mais freqüente em samambaias do que em plantas com flores. A fecundação entre gametófitos diferentes é promovida quando gametófitos que produzem arquegônios liberam substâncias (chamadas de anteridiogênicas) que estimulam gametófitos próximos a produzir anterídios. Marsi-

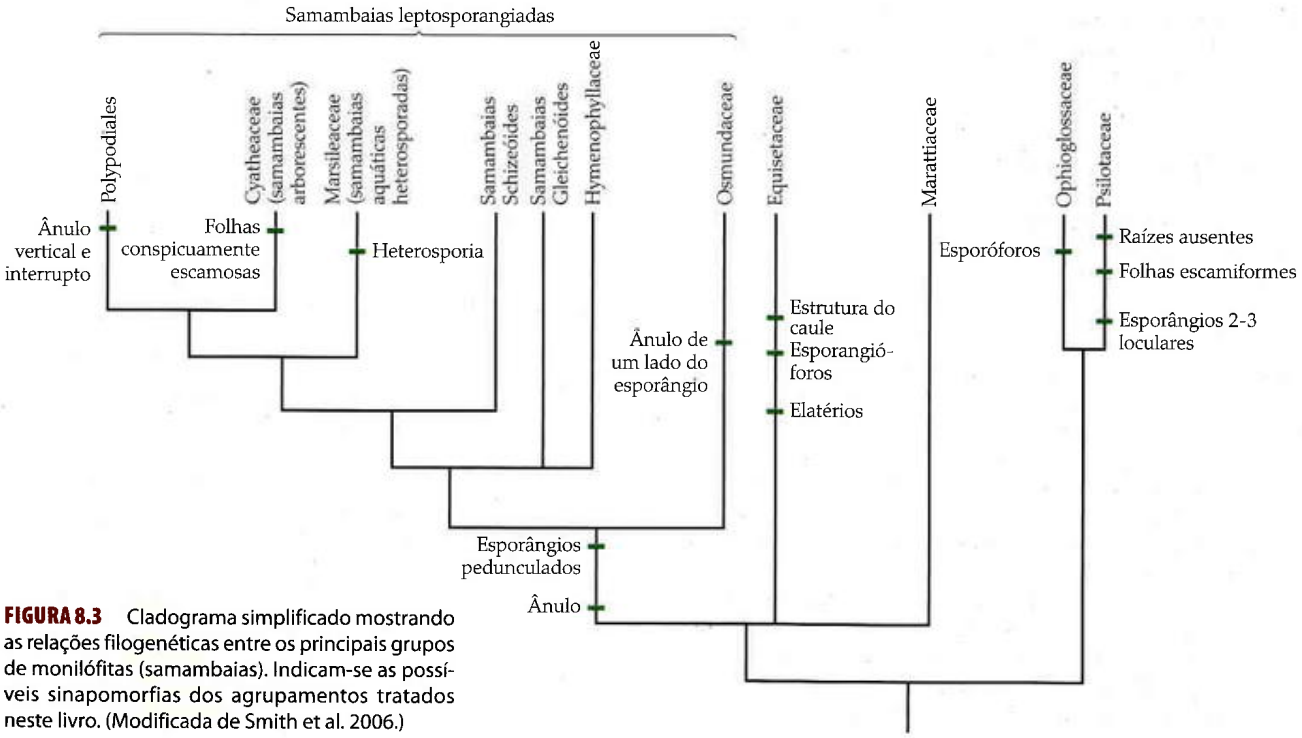


FIGURA 8.3 Cladograma simplificado mostrando as relações filogenéticas entre os principais grupos de monilófitas (samambaias). Indicam-se as possíveis sinapomorfias dos agrupamentos tratados neste livro. (Modificada de Smith et al. 2006.)

leaceae é excepcional dentre as samambaias tratadas neste livro por elas serem heterosporadas e produzirem dois tipos de esporos (megásporos e micrósporos).

Os gametófitos das samambaias geralmente apresentam menos de 1 cm de comprimento. Os gametófitos de Psilotaceae e Ophioglossaceae são subterrâneos, carecem de clorofila e são micotróficos, dependendo de fungos para sua nutrição. Equisetaceae e a maioria das samambaias leptosporangiadas produzem gametófitos fotossintéticos que se desenvolvem na superfície do solo. Muitas samambaias leptosporangiadas apresentam gametófitos cordiformes (ver Figura 8.4), embora também possam ser reniformes, alongados, filiformes ou possam apresentar outros formatos. Os gametófitos de algumas samambaias leptosporangiadas produzem pequenos gemas que se separam do gametófito por reprodução assexual. Marsileaceae é excepcional, pois apresenta gametófitos endospóricos (isto é, são retidos, total ou em grande parte, dentro da parede do esporo). Os megagametófitos projetam-se para fora da parede dos megásporos e os micrósporos são liberados quando os gametófitos masculinos dentro deles liberam os anterozóides.

A fertilização nas monilófitas geralmente requer água, de modo que o anterozóide possa nadar desde o anterídio até o arquegônio. A necessidade de água exclui essas plantas de alguns ambientes áridos. Muitas monilófitas se reproduzem assexuadamente por meio de rizomas e propágulos vegetativos formados no gametófito, denominados **gemas** em *Psilotum* e muitas outras samambaias leptosporangiadas, bem como por meio de propágulos vegetativos formados no esporófito, por excrescências derivadas de tecido gametofítico (apogamia) e por esporos produzidos por divisões meióticas modificadas.

Referências: Kenrick and Crane 1997; Pryer et al. 2004; Rothwell 1999; Rothwell and Nixon 2006; Smith et al. 2006; Sporne 1970; Tryon and Tryon 1982.

Psilotales

Psilotaceae Kanitz
(Família do *Psilotum*)

Ervas terrestres *ou mais freqüentemente epífitas*. **Raízes ausentes**, a planta ancorada por um sistema de caules subterrâneos que podem produzir gemas. Caules aéreos eretos ou pêndulos, glabros, simples ou dicotomicamente ramificados. Folhas em disposição espiralada, dística em algumas espécies; **em formato de escamas, de espinhos até lanceoladas, simples ou bifurcadas,** com uma ou nenhuma nervura. **Esporângios 2-3-loculares e lobados,** grandes, sésseis ou acima da base de esporofilos bifurcados. Plantas homosporadas; **esporos em formato de ervilha,** de coloração pálida (Figura 8.5).

Distribuição e ecologia: Família pantropical e de regiões temperadas a subtropicais, exceto em regiões secas. A maior parte das espécies ocorre no Sudeste da Ásia e no Pacífico Sul, em baixas altitudes, em geral como epífitas de palmeiras e samambaias arborescentes.

Gêneros/espécies: 2/12. ***Principais gêneros:*** *Tmesipteris* (10 spp.) e *Psilotum* (2).

Importância econômica e produtos: a família não apresenta importância econômica.

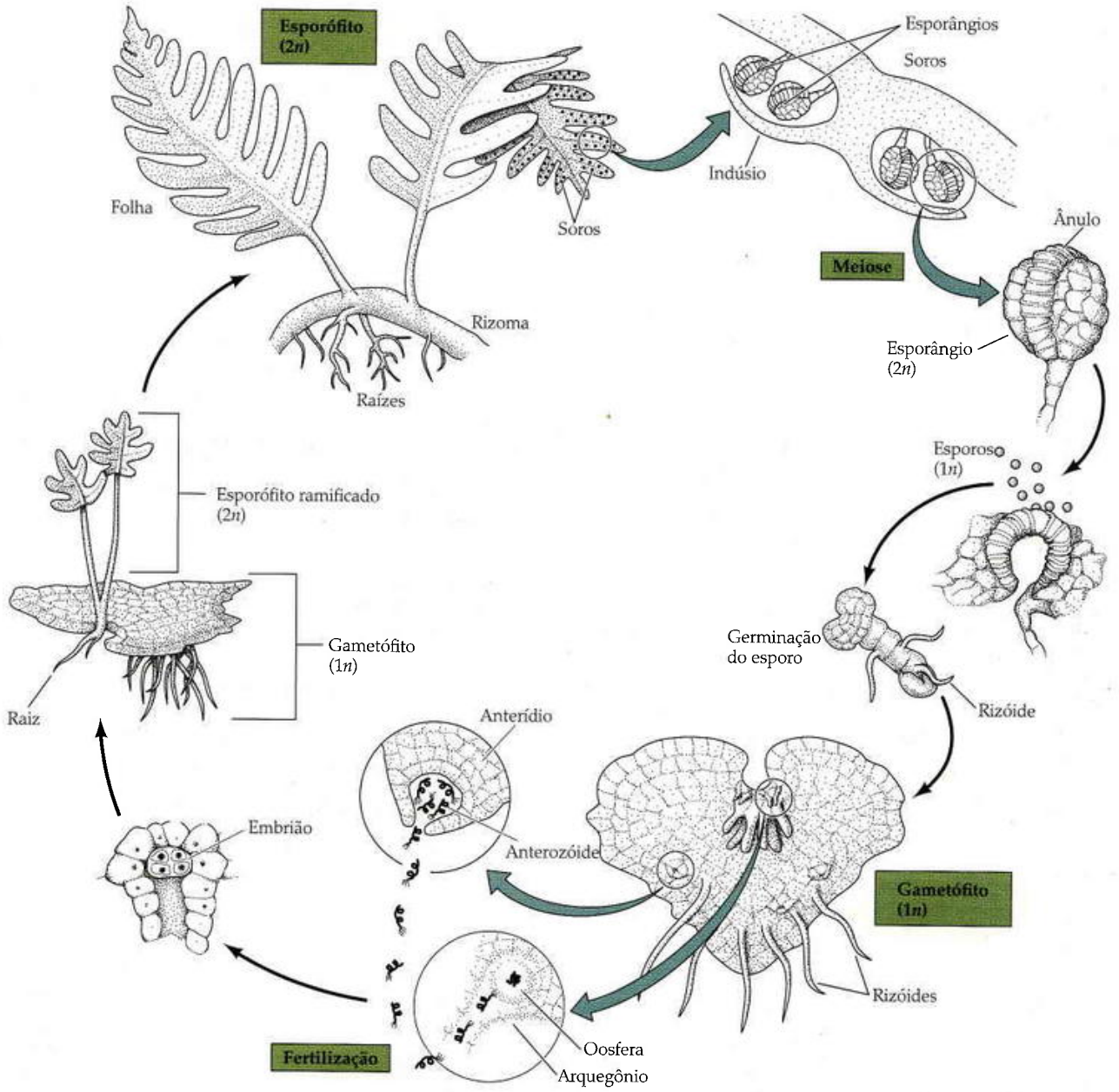


FIGURA 8.4 Ciclo de vida do gênero *Polypodium*. A geração esporofítica é fotossintética e independente do gametófito. O conjunto de esporângios e a camada de células protetoras, denominada indúsio, constituem um soro. A meiose dentro dos esporângios produz esporos haplóides que se dividem mitoticamente, gerando um gametófito cordiforme que produz arquegônios e anterídios no mesmo indivíduo. O gametófito é fotossintético e independente, embora seja de tamanho reduzido se comparado ao esporófito. A fertilização acontece quando o anterozóide nada até o arquegônio e fertiliza a oosfera. Diferente do gametófito, o esporófito desenvolvido apresenta raízes e tecidos vasculares. (Fonte: Singer 1997.)

Discussão: embora não se tenha um registro fóssil significativo de Psilotaceae, acreditava-se que essa família fosse uma das mais primitivas dentre as plantas vasculares atuais com base na semelhança morfológica com fósseis antigos de plantas simples. No entanto, caracteres morfológicos, químicos, seqüências de DNA e caracteres estruturais dos anterozóides sustentam uma relação de parentesco entre Psilotaceae e Ophioglossaceae. A característica simplicidade estrutural dessas plantas (um dos motivos pelos quais não parecem superficialmente com samambaias) é provavelmente o produto de uma redução associada com a ocorrência de micotrofismo, epifitismo e redução para evitar o estresse hídrico. O crescimento dos esporos depende da presença de micorrizas endofíticas.

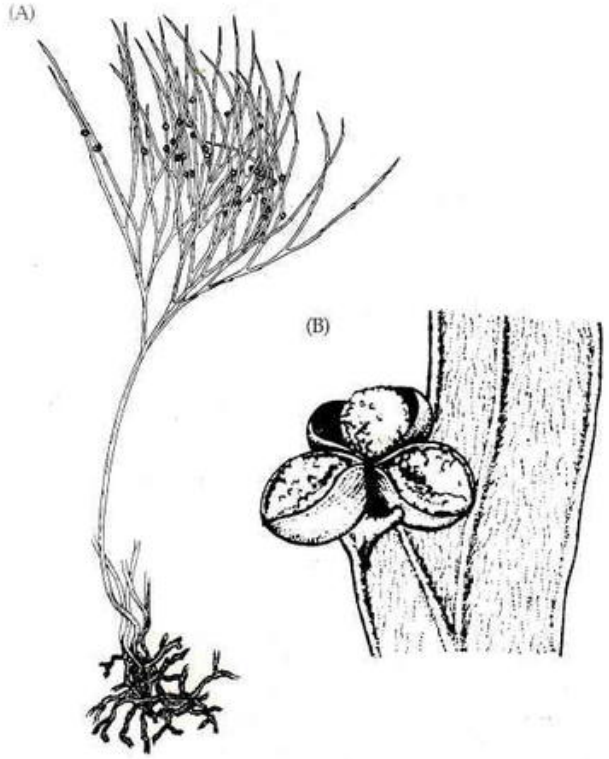


FIGURA 8.5 Psilotaceae. *Psilotum nudum*: (A) hábito (ca. x 0,25); (B) parte de um caule com esporângio aberto (x 15). (A reproduzido de Knobloch e Correll 1962; desenho original de P. Horning; B reproduzida de Brownlie 1977.)

Referências: Kramer 1990d; Kenrick and Crane 1997; Lellinger 1985; Manhart 1995; Pryer et al. 1995,2001,2004; Renzaglia et al. 2001; Smith et al. 2006; Thieret 1993b; Tryon and Tryon 1982; Wolf 1997; Wolf et al. 1998.

Ophioglossales

Ophioglossaceae C. Agardh
(Família do *Ophioglossum*)

Plantas terrestres, menos freqüentemente epífitas. Caules não-ramificados, curtos, primariamente subterrâneos. Folhas geralmente uma por caule, às vezes providas de um pedúnculo basalmente expandido na forma de bainha, **divididas em uma porção estéril e fotossintética e uma ou mais regiões portadoras de esporos (esporóforos);** com lâmina simples, mais ou menos palmado-composta até várias vezes pinado-composta, de poucos centímetros até 50 cm de comprimento, raramente, conduplicada e inclinada antes de desenrolar-se (mas não circinadas). Esporângios de paredes espessas (eusporangiados), não agrupados em soros, separados ou agrupados em sinângios, expostos nos ramos dos esporóforos ou embebidos em um esporóforo espiciforme; ânulo ausente. Plantas homosporadas; esporos não verdes; milhares por esporângio (Figura 8.6).

Distribuição e ecologia: família pantropical, especialmente comum nos trópicos e em regiões temperadas. Os integrantes dessa família estão com freqüência associados com eventos de distúrbios em pastagens, campos abandonados e florestas secundárias, embora muitas espécies cresçam em ambientes relativamente preservados.

Gêneros/espécies: 4/70-90. ***Principais gêneros:*** *Botrychium* (45-60 spp.) e *Ophioglossum* (25-30).

Importância econômica e produtos: nenhuma.

Discussão: assume-se que o esporóforo consiste em dois segmentos foliares basais fusionados e é a característica morfológica mais marcante dessa família, devendo certamente constituir uma sinapomorfia para o grupo. A família é morfologicamente diferenciada de todos os outros grupos de samambaias e sua relação de parentesco com Psilotaceae (sustentada por caracteres moleculares) não é apoiada por caracteres morfológicos conspícuos. O número cromossômico em *Ophioglossum* pode ser tão alto quanto 2n = 1.400, o maior dentre todas as traqueófitas.

Referências: Hasebe et al. 1995; Hauk et al. 2003; Pryer et al. 1995, 2001, 2004; Smith et al. 2006; Tryon and Tryon 1982; Wagner 1990; Wagner and Wagner 1993.

Equisetales

Equisetaceae Michx. ex DC.
(Família da cavalinha)

Plantas perenes e rizomatosas, terrestres a aquáticas. Caules de até 8 m de altura, porém menor do que 1 m de al-

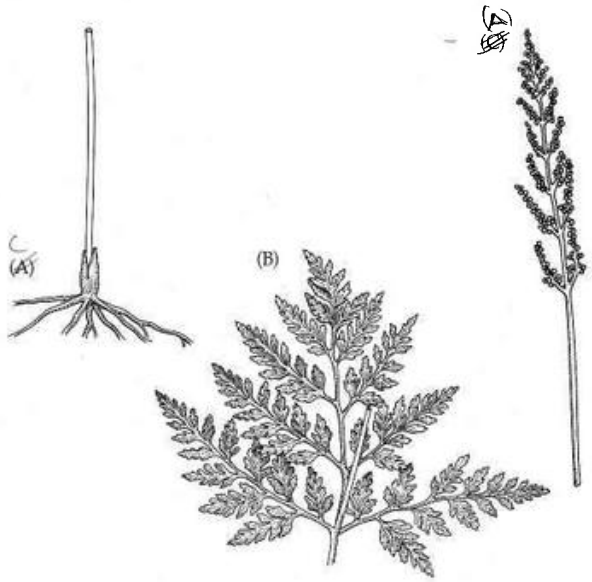


FIGURA 8.6 Ophioglossaceae. *Botrychium virginianum*: (A) folha fértil (todas ca. x 0,3 vezes); (B) porção de uma folha estéril (fotossintética); (C) base da planta. (Fonte: Wagner e Wagner 1993.)

tura na maioria das espécies; entrenós intumescidos (como junção); **entrenós alternando sulcos e arestas verticais na região externa e com região interna oca provida de um canal central maior e numerosos canais menores abaixo dos sulcos e arestas do caule;** ramos ausentes ou dispostos em verticilo e morfologicamente similares ao caule principal. **Folhas verticiladas, fusionadas em uma bainha basal,** em geral menores do que 2 cm de comprimento, as bainhas às vezes mais ou menos intumescidas. Esporângios alongados, pêndulos no ápice expandido de esporangióforos; **esporangióforos peltados,** dispostos em verticilos que integram estróbilos terminais, verdes ou não, neste caso tornando-se verdes e ramificados por ocasião da liberação dos esporos. Plantas homosporadas; esporos esféricos, verdes, **com 4-6 elatérios em forma de fita** enrolados ao redor do esporo que rapidamente se endireitam e auxiliam na dispersão dos esporos (Figura 8.7).

Distribuição e ecologia: família cosmopolita, exceto na Austrália, Nova Zelândia e Antártica. A maioria das espécies ocorre entre os 40 e 60° de latitude Norte. Trata-se de plantas que colonizam áreas abertas e alagadas, bem como margens de espelhos de água.

Gêneros/espécies: 1 (*Equisetum*)/15.

Importância econômica e produtos: a família não apresenta importância econômica significativa. A sílica contida nos caules era útil para os colonos dos Estados Unidos que as utilizavam para limpar panelas.

Discussão: a família é morfologicamente distintiva pelos caules ocos e externamente sulcados, pelas folhas verticiladas e pelos esporangióforos peltados. Até recentemente, considerava-se que Equisetaceae não pertencia às samambaias e era referida como um táxon "próximo das samambaias". Caracteres moleculares e morfológicos (tais como atributos dos anterozóides e das raízes) indicam que as cavalinhas são samambaias (monilófitas).

Equisetum é dividido em dois subgêneros: subgênero *Equisetum* (8 espécies; estômatos superficiais; caules ramificados) e subgênero *Hippochaete* (7 espécies; estômatos em criptas; caules não-ramificados). Alguns taxonomistas aceitam ambos os grupos como gêneros distintos. Eventos de hibridização são freqüentes entre espécies do mesmo subgênero, mas nunca entre espécies dos dois subgêneros. Um estudo filogenético das 15 espécies aceitas baseado em análises combinadas dos marcadores de cloroplasto *trnL-F e rbcL* apresenta forte suporte para a monofilia de ambos os subgêneros. As afinidades da espécie sul-americana *E. bogotense* são incertas.

Taxa fósseis relacionados com Equisetaceae são conhecidos a partir do Devoniano (408-360 milhões de anos atrás) e se tornaram abundantes como plantas relativamente pequenas (até 1 m de altura) no sub-bosque de florestas do Carbonífero. No entanto, algumas tinham caules de até 20 m de altura e, como as Licófitas do Carbonífero, se extinguiram. Os primeiros fósseis claramente atribuíveis a *Equisetum* são do Eoceno (54-38 milhões de anos atrás), e acredita-se que o gênero tenha se diversificado durante a Era Cenozóica.

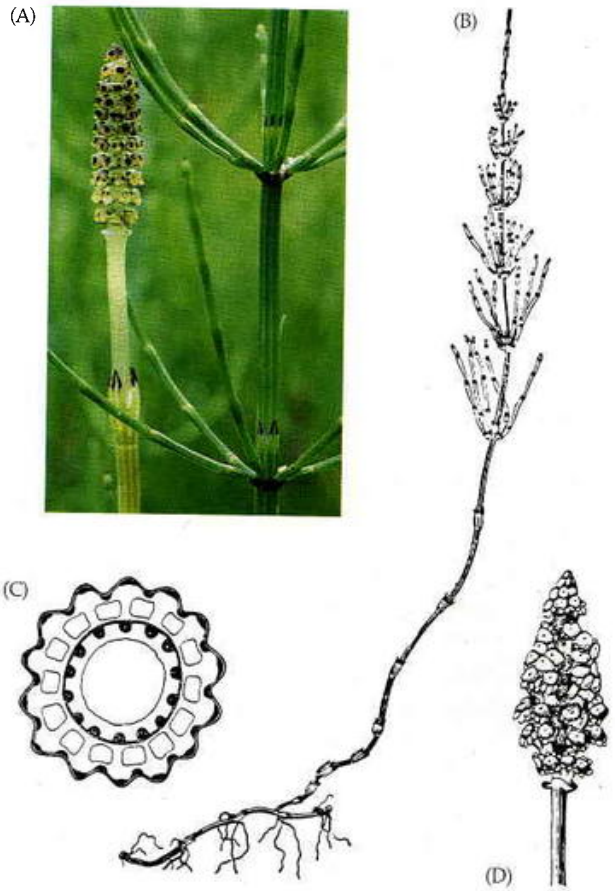


FIGURA 8.7 Equisetaceae. (A) *Equisetum palustre*: ramo fértil (à esquerda) e ramo estéril (à direita). Esporângios (áreas escuras) no ramo fértil na fase de dispersão dos esporos. (B-D) *E. arvense*: (B) hábito da planta estéril (x 0,4); (C) secção transversal do caule (x 9,5); (D) ápice do caule fértil com estróbilo (x 0,8). (B-C reproduzidas de Madalski 1954; D reproduzida de Hauke 1990.)

Referências: Des Marais et al. 2003; Hauke 1990, 1993; Lellinger 1985; Pryer et al. 2001, 2004; Stewart and Roth-well 1993; Smith et al. 2006; Tryon and Tryon 1982.

Samambaias Leptosporangiadas

Plantas terrestres, epífitas ou aquáticas. **Xilema primário com pontoações escalariformes areoladas.** Caules rizomatosos a arborescentes de até 20 m de altura. Folhas (ver Figuras 8.8, 8.11-8.19) freqüentemente muito maiores do que 2 cm de comprimento e com numerosas nervuras bifurcadas; em geral divididas em lobos ou folíolos separados, mas às vezes simples e inteiras; em disposição espiralada, com as bases foliares mais ou menos persistentes e cobrindo o caule ou às vezes claramente caducas; com *prefoliação circinada* (ver Figura 8.15), formando um "báculo"; monomórficas ou dimórficas (folhas estéreis e férteis morfologicamente diferentes). **Esporângios com pedúnculos de 3-6 células em secção transversal,** *em geral agrupados em soros* na face abaxial de folhas normais, ou em porções

especializadas das folhas ou em folhas férteis completamente separadas (ver Figura 8.17), menos freqüentemente espalhadas na superfície abaxial ou em esporocarpos; em geralmente providos de **ânulo** (um grupo ou fileira de células com paredes espessas que abrem o esporângio e ejetam os esporos para o ar); a parede do esporângio geralmente apresenta uma célula de espessura na maturidade. Plantas homosporadas, às vezes heterosporadas; esporos geralmente verdes.

Discussão: as samambaias leptosporangiadas são características por suas folhas geralmente grandes de prefoliação circinada e pelos esporângios geralmente agrupados em soros. As numerosas espécies desse grupo apresentam uma

Chave para Famílias Selecionadas de Samambaias Leptosporangiadas

1. Plantas flutuantes na água ou às vezes enraizadas na lama; folhas indivisas e filiformes ou divididas em 2 ou 4 segmentos; heterosporadas, esporângios de dois tipos, sem ânulo e dispostos no mesmo esporocarpo especializado, enrijecido e em formato de ervilha . . . . . **Marsileaceae**
1. Plantas geralmente terrestres; folhas geralmente pinado-compostas e com muitos segmentos ou pelo menos pinatífidas, raramente simples; homosporadas, esporângios com ânulo e geralmente dispostos em soros que estão expostos na superfície foliar 2
2. Ânulo consistindo apenas em um conjunto de células na lateral do esporângio; soros ausentes; esporos, mais de 100 a muitos milhares por esporângio . . . . . **Osmundaceae**
2. Ânulo consistindo em uma faixa vertical ou oblíqua de células maiores; soros geralmente presentes; esporos, geralmente 64 ou menos por esporângio 3
3. Caule geralmente maciço e arborescente (delicado e rasteiro em algumas poucas espécies), atingindo até 20 m de altura; ânulo oblíquo, não interrompido pelo pedúnculo do esporângio; pedúnculo do esporângio provido de 4-8 fileiras de células . . . . . **Cyatheaceae**
3. Caules geralmente rasteiros no solo ou subterrâneos, em geral com apenas o ápice do caule e as folhas evidentes, ou epífitos; ânulo vertical, interrompido pelo pedúnculo do esporângio; pedúnculo do esporângio provido de 1-3 fileiras de células . . . . . 4 **(Polypodiales)**
4. Folhas claramente dimórficas, as férteis de cor marrom na maturidade e de aspecto não foliáceo . . . **Onocleaceae**
4. Folhas em geral monomórficas; ocasionalmente um tanto dimórficas, mas sempre de aspecto foliáceo 5
5. Soros geralmente limitados à margem foliar 6
5. Soros não limitados à margem foliar 7
6. Caules e bases dos pecíolos com pêlos de 1 célula de largura e sem escamas de 2 a mais células de largura . . . . . **Dennstaedtiaceae**
6. Caules e bases dos pecíolos com escamas de pelo menos 2 células de largura . . . . . **Pteridaceae**
7. Indúsio ausente 8
7. Indúsio presente 10
8. Folhas geralmente providas de pêlos aciculares . . . . . **Thelypteridaceae**
8. Pêlos foliares, se presentes, de ápice truncado 9
9. Pecíolo geralmente provido de escamas persistentes na base . . . . . **Dryopteridaceae**
9. Pecíolo em geral sem escamas, se escamoso, as escamas não são persistentes . . . . . **Polypodiaceae**
10. Soros freqüentemente em fileiras ou lineares, paralelos e adjacentes às nervuras medianas; indúsios deiscentes em direção à nervura mediana . . . . . **Blechnaceae**
10. Soros em outra disposição; indúsios deiscentes de outro modo 11
11. Indúsios lineares, lateralmente aderidos . . . . . **Aspleniaceae**
11. Indúsios arredondados, reniformes ou lineares, mas não aderidos lateralmente 12
12. Folhas geralmente providas de pêlos aciculares . . . . . **Thelypteridaceae**
12. Pêlos foliares, se presentes, de ápice truncado 13
13. Pecíolo geralmente provido de escamas persistentes na base . . . . . **Dryopteridaceae**
13. Pecíolo em geral sem escamas, se escamoso, as escamas não são persistentes . . . . . **"Woodsiaceae"**

(A)

Polypodiales: Pteridaceae
Adiantum raddianum: folha

(B)

Cyatheales: Cyatheaceae
Cyathea arborea: hábito

(C)

Polypodiales: Dryopteridaceae
Cyrtomium falcatum: folha com soros

(D)

Polypodiales: Onocleaceae
Matteuccia struthiopteris: báculo (folha circinada)

(E)

Salviniales: Marsileaceae
Marsilea sp.: hábito

(F)

Osmundales: Osmundaceae
Osmunda cinnamomea: hábito; folha fértil

(G)

Polypodiales: Polypodiaceae
Pleopeltis polypodioides: folhas, soros na face abaxial

PRANCHA 8.1 Samambaias Leptosporangiadas

enorme diversidade foliar, desde as folhas grandes e pinado-compostas típicas das samambaias, as folhas das samambaias aquáticas que se assemelham às folhas de trevos, até as folhas aciculares de algumas Schizaceae (não tratadas neste texto). O hábito pode ser aquático (Marsileaceae), epífito ou arborescente (Cyatheaceae) (Prancha 8.1).

Atualmente são aceitas cerca de 33 famílias de samambaias leptosporangiadas. Aqui descreveremos 12 famílias que julgamos representativas da diversidade evolutiva do grupo como hoje delimitado. Osmundaceae é o grupo-irmão das demais samambaias leptosporangiadas. Polypodiales mais o clado das samambaias arborescentes (incluindo Cyatheaceae) e as samambaias aquáticas heterosporadas (Marsileaceae) compreendem o que às vezes é denominado de leptosporangiadas-núcleo (em inglês, *core Leptosporangiates*). As samambaias schizóides (não tratadas neste texto) são aparentemente o grupo-irmão das leptosporangiadas-núcleo (ver Figura 8.3). Outros dois grupos de samambaias leptosporangiadas, as gleichenóides (Gleicheniaceae, Dipteridaceae e Matoniaceae) e a família Hymenophyllaceae, não serão tratados neste texto. As relações filogenéticas entre as samambaias leptosporangiadas vêm sendo esclarecidas em artigos recentes (ver Hasebe et al. 1995; Hennequin et al. 2006; Korall et al. 2006; Pryer 1999; Pryer et al. 1995, 2001, 2004; Schneider et al. 2004; Smith 1995; Smith e Cranfill 2002; Smith et al. 2006; Vangerow et al. 1999; Wolf 1997; Wolf et al. 1998, 1999).

A natureza do ânulo é crítica para a filogenia das samambaias leptosporangiadas. Em Osmundaceae, consiste apenas em um acúmulo em células de um lado do esporângio (Figura 8.8). Samambaias aquáticas, como algumas espécies de *Ceratopteris* (Pteridaceae) e Marsileaceae, carecem de ânulo; os esporângios de Marsileaceae são fechados e dispersos em esporocarpos. O ânulo de Cyatheaceae (ver Figura 8.9) consiste em uma série de células de orientação não vertical (o eixo do ânulo e do pedúnculo não coincidem) e não é interrompido pelo pedúnculo do esporângio. Nas famílias de Polypodiales, o ânulo consiste em uma linha de células cuja orientação vertical a coloca no mesmo plano do pedúnculo. O ânulo é assim "interrompido" pelo pedúnculo (ver Figura 8.13).

Referências adicionais: Flora of North America Editorial Committee 1993; Kramer and Green 1990; Lellinger 1985; Stein et al. 1992; Tryon and Tryon 1982; Wagner and Smith 1993.

Osmundales

Osmundaceae Bercht. & J. Presl.
(Família do *Osmunda*)

Plantas terrestres. Caules ramificados, com freqüência cobertos por bases foliares persistentes, horizontais a eretos. Folhas com cerca de 0,5 - 2 m de comprimento, pinado-compostas até três vezes pinado-compostas, com base foliar expandida, prefoliação circinada; em algumas espécies total ou parcialmente dimórficas, com esporângios em toda a folha ou em regiões específicas; às vezes formando agregados em forma de vaso. *Esporângios separados ou em agrupamentos laxos, não agrupados em soros, dispostos em regiões totalmente férteis das folhas ou na superfície abaxial de regiões pouco modificadas, com pedúnculo curto com muitas fileiras de células e* **ânulo** *pouco diferenciado* **que consiste em um grupo de células espessadas de um lado do esporângio.** Plantas homosporadas; esporos verdes, 128-512 esporos por esporângio (Figura 8.8).

Distribuição e ecologia: família cosmopolita, ausente em regiões muito frias, desertos e ilhas do Pacífico. *Osmunda*, o único gênero do Hemisfério Norte, é comum em áreas alagadas, brejos e florestas em baixas altitudes.

Gêneros/espécies: 3/18. ***Principais gêneros:*** *Osmunda* (10 spp.), *Leptopteris* (6) e *Todea* (2).

FIGURA 8.8 Osmundaceae. (A) *Osmunda regalis*: hábito (ca. x 0,1), com a região apical foliar expandida, parcialmente fértil (à esquerda) (ca. x 0,3). (B) *O. lancea*: esporângio fechado (à esquerda) e aberto (à direita) (x 315). Observe as paredes espessadas do ânulo. (A reproduzida de Taylor 1984; Milwaukee Public Museum, ilustração original de P. Nelson; B reproduzida de Hewitson 1962.)

Importância econômica e produtos: algumas espécies, como *Osmunda cinnamomea* (Prancha 8.1F) e *O. regalis*, são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: a presença de numerosos esporos, ânulo rudimentar, parede do esporângio com mais de uma célula de espessura, ausência de soros e seqüências de *rbcL* sustentam Osmundaceae como o grupo-irmão das demais samambaias leptosporangiadas. Tal conclusão é consistente com o registro fóssil da família que remonta ao Permiano (286-245 milhões de anos atrás). *Osmunda claytoniana* aparentemente vive desde o final do Triássico (220 milhões de anos atrás) e *O. cinnamomea* cresce no oeste da América do Norte há pelo menos 70 milhões de anos.

Referências: Hasebe et al. 1994, 1995; Kramer 1990c; Lellinger 1985; Phipps et al. 1998; Pryer et al. 1995, 2004; Serbet and Rothwell 1999; Smith et al. 2006; Tryon and Tryon 1982; Whetstone and Atkinson 1993.

Salviniales

Esta ordem contém duas famílias e cerca de 90 espécies de samambaias **heterosporadas** próprias de ambientes aquáticos, úmidos ou alagadiços. As plantas apresentam uma **diferenciação entre as regiões estéril (fotossintética) e fértil das folhas** bem como nervuras anastomosadas. Como em muitas outras plantas aquáticas, as raízes, os caules e os pecíolos com freqüência apresentam aerênquima. Os esporângios **carecem de ânulo.** Salviniales é o grupo-irmão de um clado composto por Cyatheales e Polypodiales.

Marsileaceae Mirbel
(Família do trevo d'água)

Plantas aquáticas com folhas flutuantes ou enraizadas na lama ou bordas de espelhos d'água. Caules finos, glabros e rasteiros, crescendo na superfície do substrato ou subterrâneos. *Folhas longo-pecioladas, lâmina dividida em 2-4 folíolos, ou filiforme e não expandida;* de prefoliação circinada. Soros **desprovidos de abertura indusial,** contidos em *esporocarpos* em formato de feijão ou ervilha, dispostos em pedúnculos curtos próximo da base dos pecíolos; cada esporocarpo apresenta pelo menos 2 soros. Plantas heterosporadas. Esporângios sem ânulo; megasporângio com um megásporo; microsporângio com 16-64 micrósporos (Figura 8.9).

Distribuição e ecologia: família praticamente cosmopolita, em regiões temperadas a tropicais; plantas anfíbias ou praticamente anfíbias crescendo na água ou na beira de cursos d'água.

Gêneros/espécies: 3/76. ***Principais gêneros:*** *Marsilea* (50-70 spp.) e *Pilularia* (6).

Importância econômica e produtos: *Marsilea* é, às vezes, cultivado como curiosidade.

Discussão: o nome comum deve-se à semelhança entre as folhas de *Marsilea* (trevo d'água) (Prancha 8.1E) e as do trevo (*Trifolium,* Fabaceae). *Pilularia,* de ampla distribuição, apresenta folhas filiformes. As folhas de *Regnellidium,* um gênero monotípico do sul do Brasil e da Argentina, apresentam dois folíolos. Estudos recentes apontam que *Pilularia* e *Regnellidium* constituem um clado que é o grupo-irmão de *Marsilea.* A presença de um arquegônio nos megagametófitos é uma possível sinapomorfia para a família.

Os esporocarpos de Marsileaceae são notavelmente duradouros. Eles protegem a viabilidade dos esporos por mais de 100 anos em algumas espécies, o que pode constituir uma adaptação para o crescimento em regiões áridas onde a chuva é infreqüente. Os esporocarpos são consumidos por aves aquáticas que acabam dispersando os esporos.

O registro fóssil indica que os gêneros de Marsileaceae se diversificaram no Cretáceo Médio.

Salviniaceae, que não é tratada em detalhes neste livro, é constituída por dois gêneros aquáticos e cosmopolitas, *Azolla* e *Salvinia,* cada um com menos de 10 espécies. Essas espécies aquáticas apresentam folhas inteiras, pequenas (lâminas com menos de 15 mm de comprimento) e flutuantes, bem como esporocarpos achatados. Salviniaceae apresenta distribuição tropical ou temperada. *Azolla* apresenta importância econômica, pois pode atuar como invasora e, devido à presença de cianobactérias simbiontes, pode atuar como uma fonte potencial de nitrogênio.

Referências: Johnson 1993a; Kramer 1990b; Lellinger 1985; Lupia et al. 2000; Pryer 1999; Pryer et al. 1995, 2004; Smith et al. 2006.

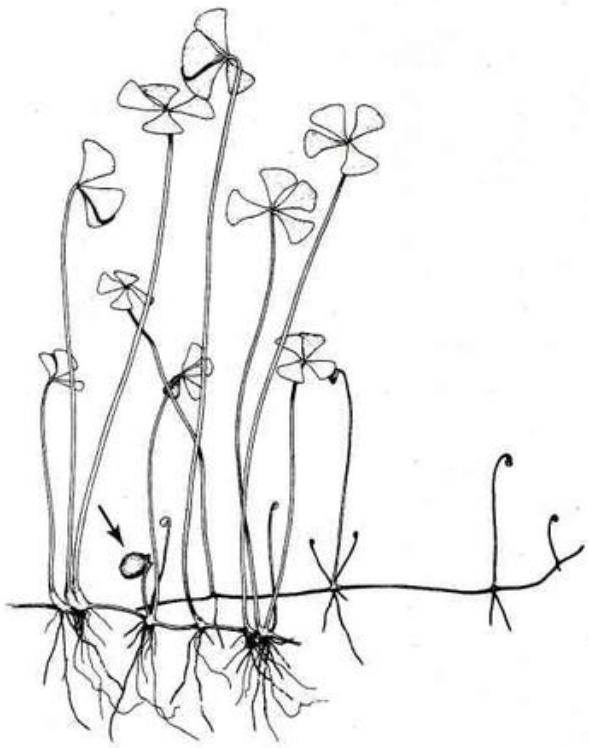


FIGURA 8.9 Marsileaceae. *Marsilea vestita*: hábito (ca. x 0,7). Observe as folhas maduras, com aspecto de folhas de trevo; as folhas imaturas circinadas e um único esporocarpo (seta). (Fonte: Taylor 1984; Milwaukee Public Museum. Ilustração original de P. Nelson.)

Cyatheales

Esta ordem contém 8 famílias, 13 gêneros e pelo menos 660 espécies. A maioria das espécies da ordem são samambaias arborescentes, com caules semelhantes a troncos de até 20 m de altura (Prancha 8.1B), mas há também espécies com caules pequenos e rasteiros. O número de vezes que o hábito arborescente tem sido adquirido e perdido dentro da ordem é incerto. Embora a ordem não apresente sinapomorfias morfológicas inequívocas, a sua monofilia é sustentada por seqüências de DNA. Estudos moleculares identificam quatro clados principais, sendo que Cyatheaceae é um deles. As relações de Cyatheaceae com as outras samambaias arborescentes são incertas e a segunda maior família da ordem, "Dicksoniaceae", é claramente não-monofilética na sua delimitação tradicional. As outras famílias – Cibotiaceae, Culcitaceae, Loxomataceae, Metaxyaceae, Plagiogyriaceae e Thyrsopteridaceae – são pequenas. A presença de pneumatódios (linhas de ventilação ou locais para o intercâmbio gasoso nas folhas, pecíolos ou raque) e a simetria radial do rizoma são sinapomorfias potenciais para o clado das samambaias arborescentes. Caracteres moleculares tentativamente sustentam uma relação de grupos-irmãos entre Polypodiales e as samambaias arborescentes.

Cyatheaceae Kaulf.
(Família de várias samambaiaçus)

Caule geralmente ereto e não-ramificado, tronco arborescente de até 20 m de altura, mas rasteiro no substrato e delicado em *Hymenophyllopsis*. **Folhas claramente escamosas,** *com (0,5-) 2-3 (-5) m de comprimento,* em geral pinadas ou bipinado-compostas, com folíolos em geral profundamente pinado-lobados, de prefoliação circinada. Esporângios dispostos em soros na face abaxial da folha; ânulo contínuo, não interrompido pelo pedúnculo do esporângio. Indúsio abaixo do soro ou ausente. Plantas homosporadas; esporos não verdes, geralmente 64 (às vezes apenas 16) por esporângio (Figura 8.10).

Distribuição e ecologia: florestas montanas e úmidas do Novo e do Velho Mundo. Algumas espécies se estendem até regiões temperadas do Sul (Nova Zelândia e sul da América do Sul) e, pelo Norte, até regiões temperadas da Índia, China e Japão. Algumas espécies apresentam distribuição ampla, mas endemismos são freqüentes em ilhas e regiões tropicais montanas. Muitas espécies são pioneiras em ladeiras.

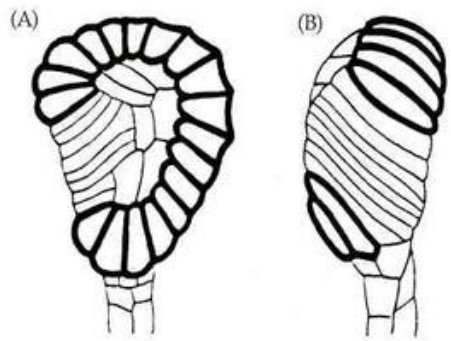


FIGURA 8.10 *Cyatheacae. Cyathea capensis*: (A) esporângio mostrando o ânulo com células de paredes espessadas; (B) o mesmo, em vista diferente (ambas aprox. x 100). (Fonte: Holttum 1963.)

Gêneros/espécies: cerca de 5/pelo menos 600. ***Principais gêneros:*** *Alsophila* (230 spp.), *Sphaeropteris* (120) e *Cyathea* (110).

Importância econômica e produtos: espécies desta família são às vezes cultivadas como ornamentais, e os rizomas fibrosos são utilizados como substrato para cultivar plantas epífitas em estufas. A exploração intensiva levou à destruição de muitas populações de samambaias arborescentes, mas a maioria das espécies é hoje protegida por leis locais bem como por acordos internacionais proibindo a comercialização de espécies em perigo.

Discussão: as relações de parentesco entre os três maiores gêneros são incertas. Além disso, a monofilia de *Alsophila* e *Sphaeropteris* é questionável. Estudos moleculares dão certo suporte à possível inclusão de *Hymenophyllopsis* dentro de *Cyathea*. *Hymenophyllopsis*, com suas folhas (10-30 cm de comprimento) e caules delicados poderia parecer não relacionado com as samambaias arborescentes, mas esse gênero partilha com Cyatheaceae a presença de escamas nas folhas. O nome do gênero evidencia a semelhança superficial com os integrantes de Hymenophyllaceae, uma família de cerca de 600 espécies (não tratada neste livro). *Hymenophyllopsis* contém cerca de 8 espécies e está restrito ao maciço de Roraima, na Venezuela, Guianas e Região Norte do Brasil.

Conjuntos de samambaiaçus, com suas grandes coroas de folhas no ápice dos caules não ramificados, são um dos espetáculos mais atrativos da natureza.

Referências: Conant et al. 1995; Conant and Stein 2001; Korall et al. 2006; Kramer 1990a; Pryer et al. 1995, 2004; Smith et al. 2006; Tryon and Tryon 1982; Wolfe et al. 1999.

Polypodiales

Esta ordem contém cerca de 15 famílias, 220-260 gêneros e mais de 7.000 espécies; Polypodiales representa cerca de 80% da diversidade de espécies das samambaias leptosporangiadas. Uma breve descrição desse clado, que tem sido freqüentemente tratado como uma única família de delimitação ampla (Polypodiaceae), é fornecida a seguir.

Plantas terrestres, às vezes rupícolas, às vezes epífitas ou trepadeiras, raramente aquáticas; perenes, raramente anuais. Caules subterrâneos ou pouco evidentes na superfície do substrato (exceto nas epífitas, trepadeiras e aquáticas), às vezes horizontais (rizomatosas) e rasteiros, reproduzindo-se vegetativamente; com freqüência providas de escamas epidermais de diversos tamanhos, formatos e texturas. Folhas geralmente pinado-lobadas até uma, duas, ou várias vezes pinado-compostas (ver Figuras 8.11, 8.12, 8.14-8.19); menos freqüentemente palmado-compostas, simples ou em formato de fita; *prefoliação circinada*, agrupadas ou separadas entre si por um caule alongado; pecíolo geralmente bem desenvol-

vido, raramente ausente; com dimorfismo ausente até bem desenvolvido entre folhas estéreis e férteis (ver Figura 8.17) e diversamente pilosas ou escamosas. Esporângios com um **ânulo vertical** bem desenvolvido, **interrompido pelo pedúnculo do esporângio** (ver Figura 8.13C); *em geral dispostos em soros* que podem estar cobertos por um indúsio. Soros diversamente posicionados na superfície abaxial, isolados uns dos outros ou cobrindo a face abaxial da folha; arredondados (Figuras 8.18 e 8.19) a alongados (Figura 8.16). Indúsio arredondado a alongado; às vezes ausente e substituído pela margem foliar recurvada; ou presente e combinado com a margem foliar recurvada. Plantas homosporadas; 64 esporos (com menos freqüência 32, 16 ou 8) por esporângio, geralmente não verdes, monoletes ou triletes, com a superfície lisa ou diversamente ornamentada com espinhos e carenas.

Discussão: Polypodiales tem sido reconhecida de longa data devido a uma sinapomorfia característica: a interrupção do ânulo de orientação vertical pelo eixo do esporângio (Figura 8.13C). Algumas famílias dentro da ordem têm sido aceitas por muitas décadas, mas a definição de outras famílias tem sido controversa. Estudos recentes têm, em grande parte, resolvido as relações internas da ordem, levando ao reconhecimento de 15 famílias, a maioria das quais é claramente monofilética. As relações entre as 15 famílias não estão completamente resolvidas. As nove famílias tratadas a seguir representam quase 90% dos gêneros e espécies da ordem. Outras famílias da ordem são Davalliaceae, Lindseaceae, Lomariopsidaceae, Oleandraceae, Saccolomataceae e Tectariaceae.

Caracteres que são comuns a muitas samambaias leptosporangiadas (tais como folhas grandes, prefoliação circinada, folhas pinado-compostas e ocorrência em hábitats mésicos) se aplicam também a muitas espécies da ordem. No entanto, como indicado na descrição, a ordem abrange uma enorme variação de hábitos, morfologia foliar e caracteres reprodutivos. Caracteres dos soros e do indúsio também variam muito. Em algumas espécies, os soros e o indúsio são lineares, e o indúsio é aderido nas margens e cobre parte ou a totalidade do soro ou os soros são arredondados e mais ou menos cobertos por um indúsio. Os soros de outras espécies estão dispostos perto da margem e são parcialmente cobertos pela margem foliar recurvada, contudo outros não apresentam cobertura nenhuma. Além de caracteres de morfologia foliar e caracteres reprodutivos (como os supracitados), outros caracteres taxonomicamente informativos são a presença de escamas no caule e nas folhas, a arquitetura foliar, o hábito, o número e disposição dos feixes vasculares no pecíolo, a presença de pêlos, o padrão de venação, a morfologia dos esporos e o número cromossômico.

Eventos de hibridização, poliploidia e produção assexual de esporos são de grande importância na evolução e na sistemática de muitos dos maiores gêneros, incluindo *Asplenium, Athyrium, Ceratopteris, Cheilanthes, Cystopteris, Diplazium, Dryopteris, Gymnocarpium, Pellaea, Polypodium, Polystichum, Pteris* e *Woodsia*.

Referências: Hasebe et al. 1995; Kramer and Green 1990; Lellinger 1985; Pryer et al. 1995, 2004; Schneider et al. 2004; Smith and Cranfill 2002; Smith et al. 2006; Tryon and Tryon 1982; Wagner and Smith 1993; Wolf 1997.

Dennstaedtiaceae Pic. Serm.
(Família da samambaia-das-taperas)

Plantas terrestres ou apoiantes na vegetação. Rizomas longos e rasteiros ou raramente curtos, providos de pêlos articulados. Folhas monomórficas; pecíolo pubescente ou glabro; lâminas com freqüência grandes (até 7 m de comprimento), 1-4 pinadas ou mais; indumento de pêlos, sem escamas. **Soros próximos da margem foliar, geralmente lineares, às vezes fusionados com parte da lâmina e formando uma estrutura em forma de taça, ou ocultos por uma porção recurvada da margem foliar.** *Indúsios lineares ou em forma de taça nas margens da lâmina, ou reflexos sobre os soros.* Pedúnculo do esporângio com 1-3 fileiras de células (Figura 8.11).

Distribuição e ecologia: família pantropical, com representantes em regiões temperadas e ocupando florestas úmidas, campos abertos, rochedos, beiras de estrada e locais sombreados. *Pteridium aquilinum* e *P. caudatum* (as samambaias-das-taperas) são algumas das espécies com maior distribuição. Essas espécies crescem no mundo inteiro, exceto em regiões muito frias ou secas, e se comportam como plantas invasoras em muitas regiões do mundo. *Pteridium aquilinum* se propaga vegetativamente por meio de longos rizomas, persistindo assim em ambientes estáveis e produzindo esporos apenas em ambientes instáveis ou muito alterados.

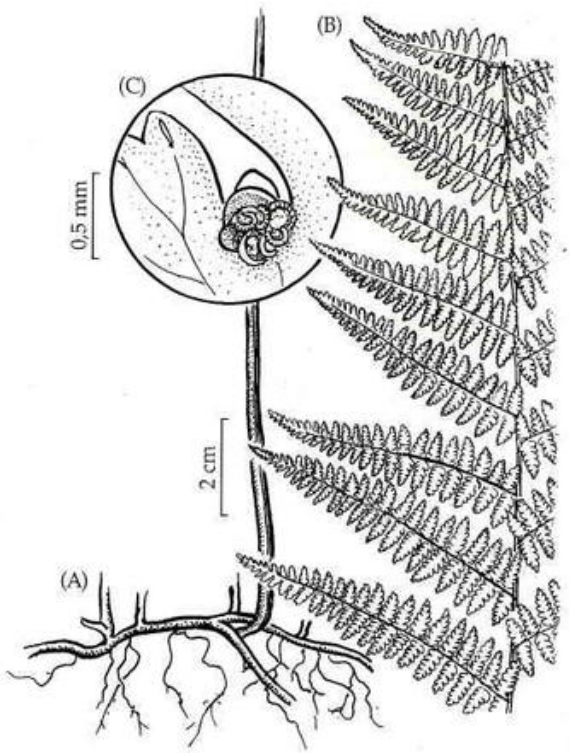


FIGURA 8.11 Dennstaedtiaceae. *Dennstaedtia punctilobula*: (A) rizoma e base do pecíolo; (B) porção da folha; (C) vista aumentada de um soro contido em uma concavidade em forma de taça formada pela margem foliar. (Fonte: Nauman e Evans 1993.)

Gêneros/espécies: 11/170. ***Principal gênero:*** *Dennstaedtia* (45 spp.).

Importância econômica e produtos: em algumas regiões, efetua-se o consumo das folhas em desenvolvimento (báculos) de *Pteridium aquilinum*, mas tal prática é insalubre devido à presença de compostos carcinogênicos.

Discussão: o indúsio nesta família pode consistir não apenas em um indúsio verdadeiro, mas também em uma porção foliar modificada fusionada com o verdadeiro indúsio. Alguns gêneros carecem dessa modificação ou de um indúsio verdadeiro.

O maior gênero da família, *Dennstaedtia*, é principalmente tropical. Algumas espécies apresentam folhas muito grandes, de até 3 m de comprimento. Um representante temperado desse gênero, *D. punctilobula*, é freqüente no leste da América do Norte, onde, nas condições apropriadas, formam densas comunidades que excluem outros tipos de vegetação. Essa espécie é localmente chamada de "samambaia-com-cheiro-de-feno" devido à fragrância emitida pela folhagem. *Pteridium aquilinum* também emite uma fragrância agradável e adocicada.

Referências: Nauman and Evans 1993; Smith et al. 2006.

Pteridaceae Ching
(Família das avencas)

Plantas terrestres ou epífitas, raramente aquáticas. Rizomas longos ou curtos, ascendentes a eretos, escamosos a, menos freqüentemente, pilosos. Folhas monomórficas ou dimórficas em alguns poucos gêneros; pecíolo geralmente com escamas persistentes perto da base; lâminas simples a 1-6-pinadas; indumento de pêlos, glândulas ou escamas. Soros próximos da margem, formando uma banda contínua e protegidos pela margem foliar reflexa ou dispostos ao longo das nervuras foliares. **Indúsio ausente** (*a margem reflexa que cobre os soros em alguns gêneros é um falso indúsio*). Pedúnculo do esporângio com 2-3 fileiras de células (Figura 8.12; Prancha 8.1A).

Distribuição e ecologia: a família é praticamente cosmopolita, porém mais diversa nos trópicos. Muitas espécies de Pteridaceae estão adaptadas a regiões áridas, um tipo de hábitat infreqüente para samambaias. Outras espécies crescem em florestas tropicais, florestas temperadas, lagos e outros cursos de água, bem como em muitos outros tipos de hábitats.

Gêneros/espécies: cerca de 50/950 ***Principais gêneros:*** *Pteris* (200 spp.), *Adiantum* (150) e *Cheilanthes* (150).

Importância econômica e produtos: espécies de *Adiantum* (avencas) e *Pteris* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: a diversidade morfológica de Pteridaceae condiz com a grande variedade de hábitas explorada por representantes da família, desde desertos até lagos, dosséis de florestas e manguezais. Pteridaceae adaptadas a ambientes áridos podem apresentar folhas coriáceas, um atributo que está presente também em *Acrostichum*, um gênero adaptado a manguezais periodicamente inundados. *Taxa* epífitos, como *Vittaria*, apresentam folhas longas e lineares com pecíolos inconspícuos. Finalmente, o gênero aquático *Ceratopteris* pode apresentar pecíolos inflados para flutuação, um ânulo fracamente desenvolvido e esporos com paredes claramente carenadas. Pteridaceae contém 5 clados que podem ser reconhecidos como subfamílias. Alguns dos gêneros de Pteridaceae, como *Cheilanthes*, não são monofiléticos e precisam de estudos extensivos.

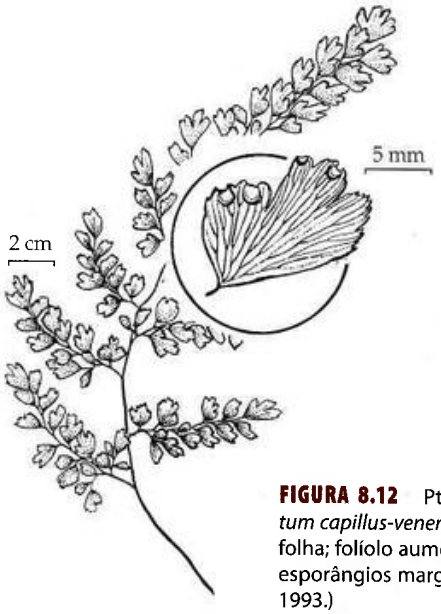


FIGURA 8.12 Pteridaceae. *Adiantum capillus-veneris*: detalhe de uma folha; folíolo aumentado mostrando esporângios marginais. (Fonte: Paris 1993.)

Referências: Nauman and Evans 1993, Lloyd 1993; Smith et al. 2006; Windham 1993.

Aspleniaceae Newman
(Família do *Asplenium*)

Plantas terrestres ou epífitas. Rizomas ascendentes ou praticamente eretos, raramente rasteiros, escamosos no ápice. Folhas monomórficas (raramente um tanto dimórficas); pecíolo basalmente escamoso; lâmina foliar inteira a 5-pinada, com freqüência provida de minúsculos pêlos glandulares e poucas escamas lineares. Soros alongados e dispostos ao longo das nervuras, lineares ou curvos. **Indúsios lineares,** *lateralmente aderidos.* Pedúnculo do esporângio com 1 fileira de células (Figura 8.13).

Distribuição e ecologia: família praticamente cosmopolita; mais diversa nos trópicos. A maioria dos integrantes da família é epífita ou cresce sobre rochas (rupícola) em florestas úmidas, no solo de florestas ou ao longo de cursos d'água. Algumas espécies estão adaptadas a ambientes mais secos, tais como barrancos e depósitos de lava. Outras espécies ocupam beiras de estrada, muros velhos, formações arbustivas e outros ambientes alterados.

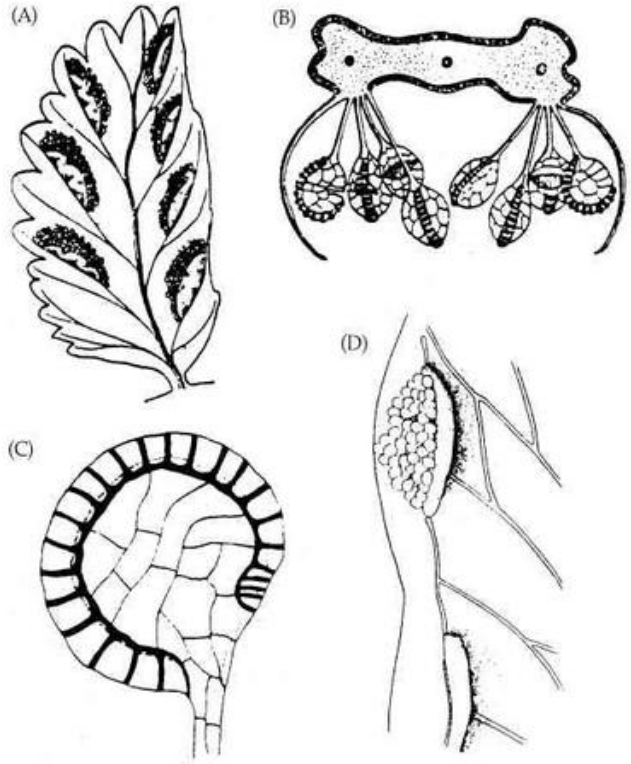


FIGURA 8.13 Aspleniaceae. (A, B) *Asplenium tripteropus*: (A) porção da face abaxial da folha mostrando os soros (x 4); (B) secção transversal de folha fértil, mostrando dois soros e esporângios. (C) *A. nidus*: esporângio, mostrando ânulo interrompido, com células de paredes espessas (x 140). (D) *Asplenium sp.*: margem foliar com soros (x 8). (A, B reproduzidas de *Flora Tsinlingensis* 1974; C, de Haider 1954; D, de Pérez Arbeláez 1928.)

Gêneros/espécies: 1-10/700 ou mais. ***Principais gêneros:*** *Asplenium* (700 spp.).

Importância econômica e produtos: algumas espécies de *Asplenium* (p. ex., *A. scolopendrium*) são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: a família faz parte de um clado junto com Blechnaceae, Onocleaceae, Thelypteridaceae e "Woodsiaceae". Os integrantes de Aspleniaceae apresentam morfologias interessantes. Assim, as folhas simples e alongadas de *Asplenium rhizophyllum*, do leste da América do Norte, freqüentemente emitem raízes na região apical. Tal atributo faz com que a planta possa produzir grandes clones. A espécie-irmã (*A. ruprechtii*) é nativa do Leste asiático e apresenta o mesmo hábito. Ambas as espécies habitam áreas com declive sombreadas e turfeiras.

A hibridização interespecífica em *Asplenium* leva à produção de híbridos estéreis, alopoliplóides férteis e formas que produzem esporos sem meiose. Alguns desses híbridos apresentam formatos foliares notáveis e por isso são muito populares entre naturalistas e cultivadores de samambaias.

Referências: Wagner et al. 1993; Smith et al. 2006.

Thelypteridaceae Pic. Serm.

Plantas terrestres. Rizomas rasteiros, ascendentes ou eretos, escamosos no ápice. Folhas monomórficas ou parcialmente dimórficas; lâmina foliar pinada ou pinado-pinatífida, raramente mais dividida ou simples; indumento de escamas transparentes, raramente ausente, com freqüência **com pêlos aciculares.** *Soros arredondados a oblongos,* raramente alongados ao longo das nervuras. *Indúsios reniformes ou ausentes.* Pedúnculo do esporângio com 3 fileiras de células (Figura 8.14).

Distribuição e ecologia: família pantropical, especialmente diversa no sudeste da Ásia. Em bordas de florestas e brejos, beiras de córregos e áreas alteradas, tais como beiras de estrada; algumas poucas espécies ocorrem em climas temperados.

Gêneros/espécies: 5-30/950. ***Principais gêneros:*** *Cyclosorus* (600 spp.) e *Thelypteris* (280).

Importância econômica e produtos: nenhuma.

Discussão: Thelypteridaceae, na sua delimitação atual, foi aceita há quase 70 anos. Caracteres moleculares dividem a família em duas linhagens principais, as phegopteróides e as thelypteróides. As phegopteróides contêm dois gêneros e cerca de 30 espécies tropicais e um gênero (*Phegopteris*) com três espécies de regiões temperadas do Hemisfério Norte. As thelypteróides são primariamente tropicais e o número de gêneros varia de acordo com cada classificação.Estudos moleculares recentes sugerem que um número intermediário de gêneros deveria ser aceito.

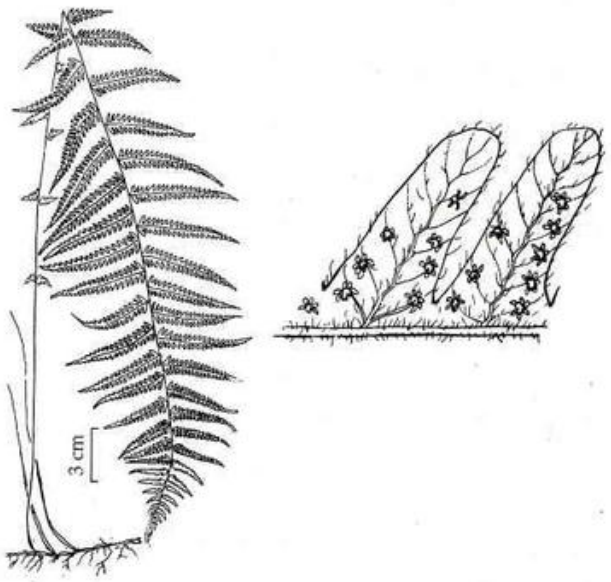


FIGURA 8.14 Thelypteridaceae. *Thelypteris noveboracensis*: detalhe da planta; detalhe aumentado da folha, mostrando esporângios. (Fonte: Smith 1993a.)

Referências: Smith 1993a; Smith and Cranfill 2002; Smith et al. 2006.

"Woodsiaceae" (A. Gray) Herter

Plantas primariamente terrestres. Rizomas rasteiros, ascendentes ou eretos, providos de escamas no ápice. Folhas monomórficas, raramente dimórficas; lâminas simples até 4-pinado-pinatífidas. Soros arredondados, em formato de U ou J, ou lineares. Indúsio linear a reniforme ou raramente ausente (Figura 8.15).

Distribuição e ecologia: família praticamente cosmopolita, em florestas tropicais, florestas montanas, formações arbustivas, áreas abertas, pastos, rochedos e córregos.

Gêneros/espécies: cerca de 15/700. ***Principais gêneros:*** *Diplazium* (400 spp.) e *Athyrium* (150).

Importância econômica e produtos: nenhuma.

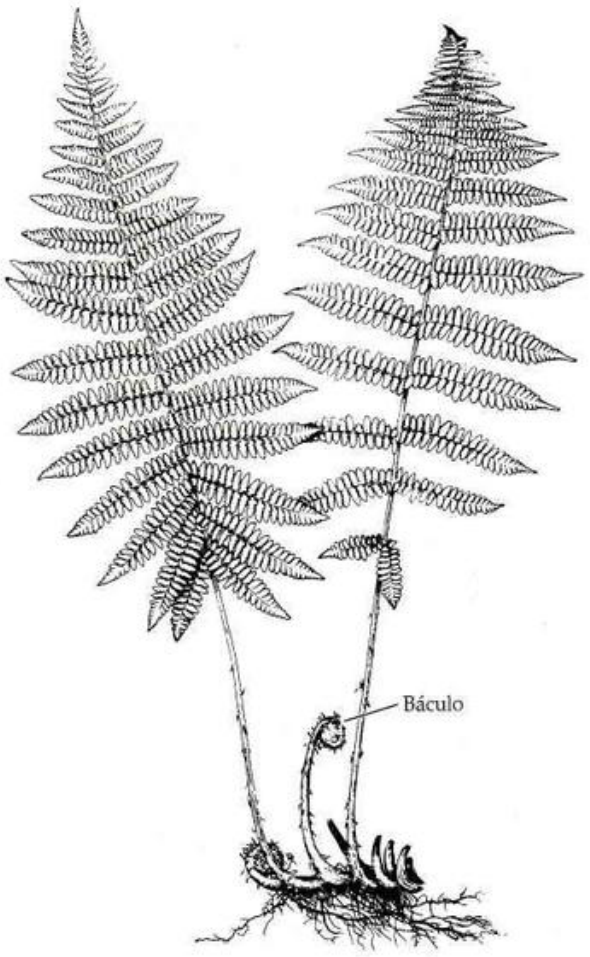


FIGURA 8.15 "Woodsiaceae". *Athyrium filix-femina*: hábito (entre um terço e um quarto do tamanho original). (Fonte: Taylor 1984; Milwaukee Public Museum, ilustração original de P. Nelson.)

Discussão: a monofilia da família não é sustentada. Os dois maiores gêneros, *Athyrium* e *Diplazium*, são muito próximos e foram unidos em algumas classificações. A maioria das espécies de *Athyrium* apresenta um número cromossômico base = 40, e o número básico na maioria das espécies de *Diplazium* é 41. *Athyrium filix-femina* é amplamente distribuído nas Américas do Norte, Central e do Sul, bem como no Velho Mundo. Durante o século XIX quando o cultivo das samambaias era um *hobby* cultivado entusiasticamente por muitos aficcionados, uma variante dessa espécie (denominada "Rainha Victória") foi descoberta. Esse cultivar apresenta folhas incomuns que se bifurcam próximo da base.

Referência: Smith et al. 2006.

Blechnaceae Bercht. & J. Presl
(Família do xaxim-do-brejo)

Plantas terrestres. Rizomas rasteiros, ascendentes e eretos e de porte arborescente em algumas espécies, com freqüência produzindo estolões, escamosos no ápice. Folhas monomórficas ou freqüentemente dimórficas, *com freqüência avermelhadas quando jovens*, pecíolo geralmente provido de escamas persistentes na base; lâmina pinatífida a 1-pinada (raramente simples ou bipinada), grande (com freqüência mais de 1 m de comprimento), glabra ou ocasionalmente provida com glândulas ou escamas. *Soros muitas vezes em fileiras ou lineares e em geral paralelos e adjacentes às nervuras medianas.* **Indúsios lineares e deiscentes em direção à nervura mediana da folha.** Pedúnculo do esporângio com 3 fileiras de células (Figura 8.16).

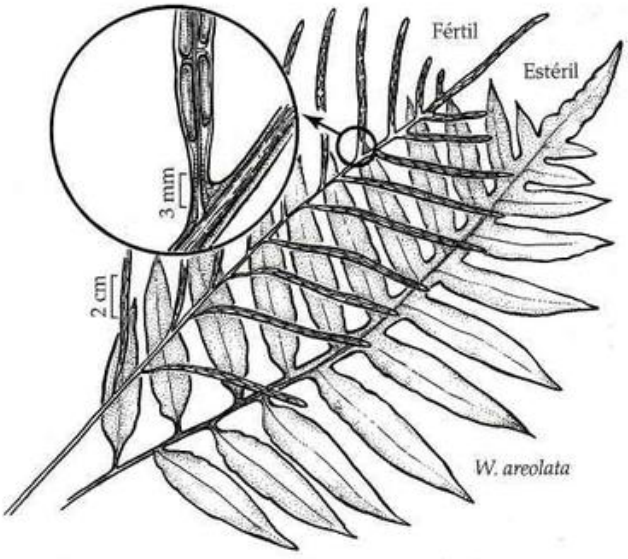


FIGURA 8.16 Blechnaceae. *Woodwardia areolata*: folhas estéreis e férteis, cerca de um quarto do tamanho natural. Em destaque, detalhe de uma folha fértil mostrando fileiras de soros paralelos à nervura mediana. (Fonte: Cranfill 1993.)

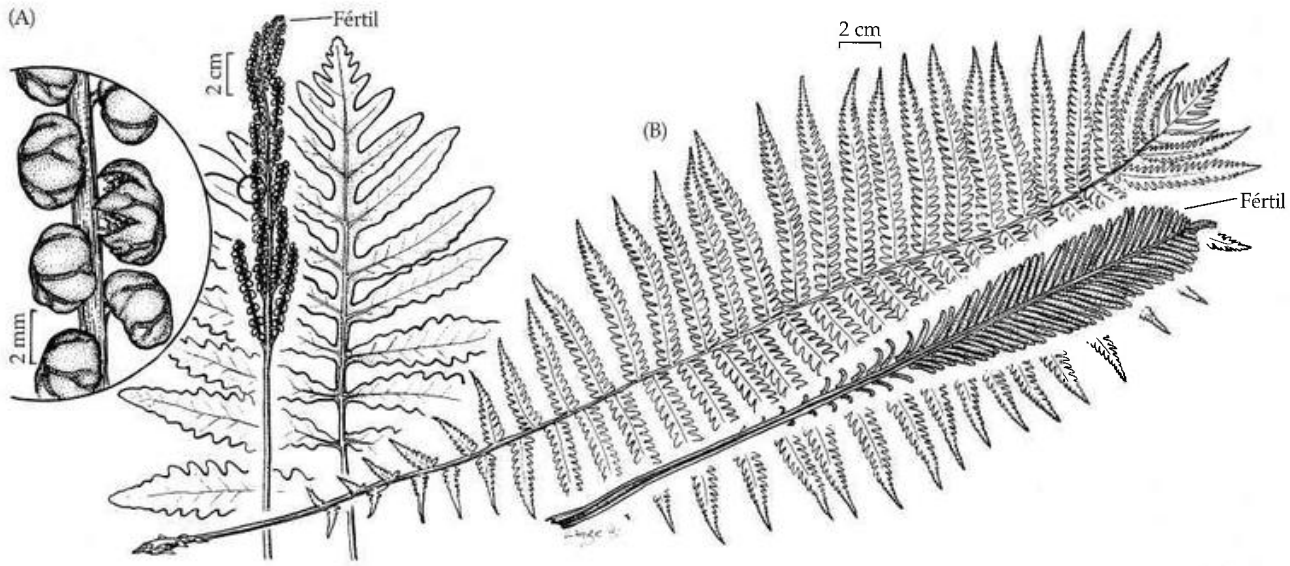


FIGURA 8.17 Onocleaceae. (A) *Onoclea sensibilis*: folha; detalhe de parte de uma folha mostrando indúsios e soros. (B) *Matteucia struthiopteris*: folhas férteis e estéreis. (Fonte: Johnson 1993b.)

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e, especialmente, temperadas do Hemisfério Sul. *Blechnum* é principalmente um elemento florístico do Hemisfério Sul, mas é também importante no Havaí, e no Continente Americano ocorre desde o Alasca até o extremo sul do Continente. Esse gênero ocorre em florestas, mas também em bordas de floresta, brejos, comunidades arbustivas e locais alterados. *Woodwardia* é primariamente um táxon da América do Norte e é encontrado em florestas, córregos e brejos, especialmente em regiões montanhosas.

Gêneros/espécies: cerca de 9/200. ***Principais gêneros:*** *Blechnum* (175 spp.) e *Woodwardia* (14).

Importância econômica e produtos: nenhuma.

Discussão: a ocorrência de soros em fileiras ou em fileiras paralelas e os atributos do indúsio são caracteres distintivos da família. Blechnaceae é o grupo-irmão de Onocleaceae.

Referências: Cranfill 1993; Smith et al. 2006.

Onocleaceae Pic. Serm.

Plantas terrestres. Rizomas curtos a longos, rasteiros a ascendentes, às vezes estoloníferos. **Lâminas foliares fortemente dimórficas, pinatífidas a pinado-pinatífidas. Soros fechados (com freqüência fortemente) pelas margens foliares reflexas.** *Indúsios membranosos, com freqüência de curta duração* (Figura 8.17).

Distribuição e ecologia: família quase totalmente de regiões temperadas do Hemisfério Norte, sobretudo em regiões úmidas.

Gêneros/espécies: 4/5. ***Principais gêneros:*** *Matteucia* (1 sp.) e *Onoclea* (1).

Importância econômica e produtos: *Matteucia struthiopteris*, uma samambaia robusta comum em florestas aluviais do Hemisfério Norte, tem suas folhas novas (báculos, Prancha 8.1D) coletadas e consumidas (frescas ou enlatadas) durante a primavera. Aparentemente não são carcinogênicas. Essa espécie é freqüentemente plantada próximo a moradias.

Discussão: *Onoclea sensibilis* é uma espécie comum em brejos da América do Norte e parte do leste da Ásia. As folhas desse táxon são profundamente pinatífidas, e o nome popular, samambaia sensitiva, refere-se à suscetibilidade das folhas em relação às geadas. Em contraste, as folhas férteis dessa espécie (e aquelas de *Matteucia struthiopteris*) persistem ao longo do inverno e liberam esporos na primavera. Existem fósseis de *Onoclea sensibilis* desde o Terciário (cerca de 60 milhões de anos atrás), não apenas provindos de regiões de ocorrência atual, mas também da Groenlândia, região insular do Reino Unido e Oeste da América do Norte.

Referências: Johnson 1993b; Smith et al. 2006.

Dryopteridaceae Ching
(Família do *Elaphoglossum*)

Plantas terrestres ou epífitas. Rizomas rasteiros, ascendentes ou eretos, com escamas no ápice. Folhas monomórficas, com menos freqüência dimórficas; às vezes escamosas ou glandulares, menos freqüentemente pilosas; **pecíolo geralmente provido de escamas persistentes na base;** folhas simples a 1-5-pinadas ou mais divididas. *Soros geralmente arredondados, livres ou próximos entre si e cobrindo a superfície foliar.* Indúsios reniformes, peltados ou ausentes. Pedúnculo do esporângio com 3 fileiras de células (Figura 8.18).

Distribuição e ecologia: família praticamente cosmopolita.

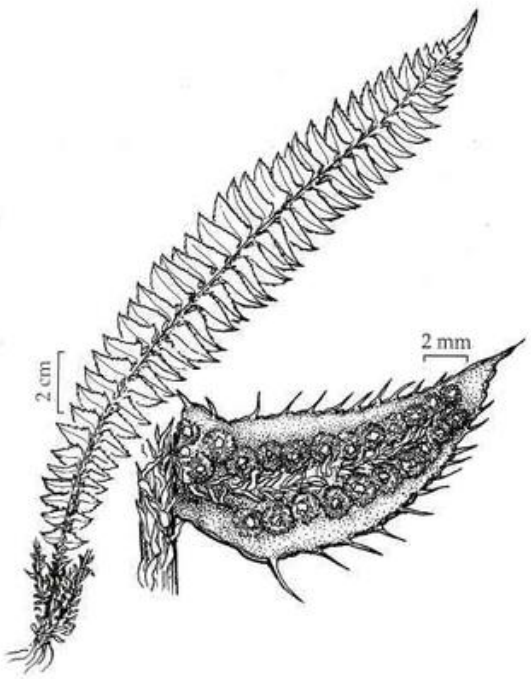


FIGURA 8.18 Dryopteridaceae. *Polystichum lonchitis*: folha fértil e estéril, detalhe aumentado de uma folha fértil mostrando indúsios e soros. (Fonte: D.H. Wagner 1993.)

Gêneros/espécies: 40-45/1.700. ***Principais gêneros:*** *Elaphoglossum* (500 spp.), *Polystichum* (260), *Dryopteris* (225) e *Cyrtis* (150).

Importância econômica e produtos: nenhuma.

Discussão: hibridização e alopoliploidia são muito freqüentes em muitos gêneros da família. Por exemplo, em *Polystichum*, um gênero complexo praticamente cosmopolita de cerca de 260 espécies, a ocorrência de híbridos é freqüente onde duas ou mais espécies crescem conjuntamente. Híbridos estéreis apresentam esporângios deformados que aparecem como pequenas manchas negras ao invés de apresentar o formato normal dos soros (Prancha 8.1C) com esporângios férteis.

Referências: Barrington et al. 1989; Smith et al. 2006, Wagner 1993.

Polypodiaceae Bercht. & J. Presl
(Família do *Polypodium*)

Plantas principalmente epífitas ou rupícolas, com poucas espécies terrestres. Rizomas longos ou curtos, rasteiros e escamosos. Folhas monomórficas ou dimórficas; pecíolo sem escamas ou às vezes escamoso; lâminas simples, pinatífidas, 1-pinadas ou (raramente) mais divididas; pêlos, escamas ou glândulas presentes. *Soros arredondados, oblongos, elípticos ou alongados.* **Indúsio ausente.** Pedúnculo do esporângio com 1-3 fileiras de células (Figura 8.19).

Distribuição e ecologia: família amplamente distribuída nos trópicos e com poucos representantes em regiões temperadas. Freqüentemente epífitas nos trópicos, em uma ampla gama de florestas e outros tipos de hábitats. Em regiões temperadas podem ocorrer como rupícolas e até colonizar tetos e frestas de muros.

Gêneros/espécies: ~56/1.200. ***Principais gêneros:*** *Grammitis* (400 spp.), *Polypodium* (150), *Pleopeltis* (50) e *Campyloneurum* (50).

Importância econômica e produtos: espécies epífitas dos gêneros *Platycerium*, *Aglaomorpha* e *Phlebodium* são cultivadas em estufas e jardins tropicais devido à sua atrativa folhagem (ver discussão a seguir).

Discussão: a família é parte de um clado, junto com Dryopteridaceae e várias outras famílias que não são tratadas neste livro. Até recentemente, *Grammitis* e *taxa* afins não eram incluídos nesta família. No entanto, análises baseadas em seqüências de DNA evidenciam que *Grammitis* e *taxa* afins estão inseridos dentro de Polypodiaceae. Os limites entre muitos gêneros não estão claros.

As folhas de *Platycerium* são geralmente dimórficas, com folhas estéreis de orientação vertical, próximas do substrato e de até 1 m de comprimento e folhas férteis eretas a mais ou menos pêndulas e de até 3 m de comprimento. Essas plantas podem formar grandes touceiras de até 2 m de largura cujo peso pode até quebrar os galhos que lhes dão suporte. Alguns integrantes desse gênero são conhecidos como "chifre-de-veado" devido à semelhança superficial das folhas dicotomicamente ramificadas e pubescentes com os chifres dos cervídeos.

Pleopeltis polypodioides (a "samambaia-da-ressurreição", Prancha 8.1G) é a samambaia epífita mais amplamente distribuída em regiões temperadas da América do Norte; essa espécie pode ser diferenciada de *P. virginianum* (uma espécie similar) devido à presença de escamas peltadas características.

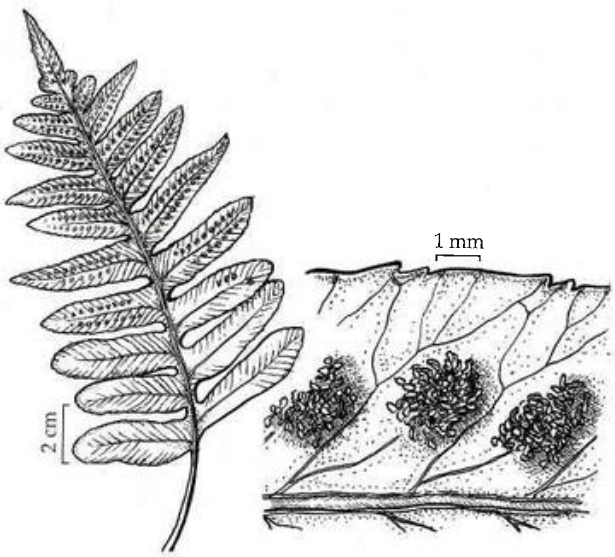


FIGURA 8.19 Polypodiaceae. *Polypodium californicum*: folha; detalhe aumentado da folha mostrando soros. (Fonte: Haufler et al. 1993.)

Referências: Smith 1993b; Smith et al. 2006; Tryon and Tryon 1982.

GIMNOSPERMAS

As gimnospermas atuais consistem em Cycadales, Ginkgoaceae, um ou dois clados de coníferas e Gnetales. A monofilia do clado das gimnospermas tem sido controversa. Por muitos anos, elas não foram consideradas um grupo monofilético (Crane 1988; Doyle 1988; Doyle et al. 1994; Nixon et al. 1994; Price 1996; Stefanovic et al. 1998). Certamente, quando fósseis como os das samambaias com sementes (que também apresentavam sementes nuas) são levados em consideração, os grupos de plantas com sementes nuas, como um todo, não representam um clado. O *status* das gimnospermas depende da localização da raiz ou do enraizamento (no sentido cladístico) das plantas com sementes. Se, por exemplo, Gnetales fosse o grupo-irmão das angiospermas, então as gimnospermas seriam parafiléticas. No entanto, a maioria das análises moleculares sustenta a monofilia das gimnospermas atuais (Bowe et al. 2000; Burleigh e Mathews 2004; Chaw et al. 2000; Goremykin et al. 1996; Rydin et al. 2002; Soltis et al. 2002). A maioria dessas análises também sustenta uma relação próxima entre Gnetales e Pinaceae. Esta é a assim chamada hipótese "gnepine", na qual as coníferas na sua delimitação atual não são monofiléticas e as Gnetales são coníferas extremamente divergentes. A relação entre Gnetales e Pinaceae é inesperada, pois há muitas diferenças morfológicas entre ambos os grupos, bem como uma diferença genômica fundamental. Pinaceae e outras coníferas (mas não as Gnetales) perderam a inversão repetida no genoma plastidial.

A resolução das relações filogenéticas entre as plantas com sementes precisa de estudos adicionais com base em amostragens mais intensivas das gimnospermas, mas aqui trataremos as coníferas como monofiléticas.

Em conjunto, Cycadales, Ginkgoaceae, coníferas e Gnetales representam cerca de 15 famílias, 75-80 gêneros e cerca de 820 espécies. O sucesso evolutivo das angiospermas em relação às demais plantas com sementes pode ser atribuído à presença de vasos e atributos reprodutivos. Todas as gimnospermas, exceto Gnetales, apresentam apenas traqueídes no xilema. Angiospermas e Gnetales apresentam também elementos de vaso, que são mais eficientes do que os traqueídes para o transporte de água em algumas circunstâncias. Os carpelos das angiospermas possibilitam que o pólen germine na superfície estigmática e estão diversamente adaptados para proteger os óvulos jovens e para auxiliar na dispersão das sementes. As gimnospermas apresentam uma reprodução lenta; até um ano pode se passar entre a polinização e a fertilização, e a maturação das sementes pode levar até três anos. As angiospermas, em contraste, se reproduzem muito mais rapidamente, com o espaço entre duas gerações podendo ser de algumas semanas em algumas espécies anuais. Com a exceção das Cycadales e algumas Gnetales, as gimnospermas são polinizadas pelo vento. As angiospermas estão diversamente adaptadas para a polinização por animais e conseguem reproduzir-se em hábitats com pouco vento, como no sub-bosque das florestas. A natureza altamente específica da polinização por animais pode promover a especiação (ver Capítulo 6). Além disso, as gimnospermas raramente apresentam poliplóides e, portanto, o grupo não experimentou eventos de especiação alopoliplóide.

Todas as gimnospermas são lenhosas – árvores, arbustos ou lianas – e incluem poucas espécies epífitas e nenhuma espécie verdadeiramente aquática. Essas plantas crescem na maior parte do planeta, desde os 72° Norte até os 55° Sul e constituem a vegetação dominante em muitas regiões frias e árticas. Pinheiros, ciprestes, abetos e grupos relacionados são familiares como plantas ornamentais e fornecem madeira de alta qualidade. Esse grupo inclui as plantas mais altas, mais volumosas e duradouras. Aqui consideraremos 8 das 15 famílias de gimnospermas, que representam a grande maioria das espécies.

Referências: Beck 1988; Bowe et al. 2000; Burleigh and Mathews 2004; Chaw et al. 2000; Crane 1988; Doyle et al. 1994; Friis et al. 1987; Gifford and Foster 1988; Goremykin et al. 1996; Kubitzki 1990; Nimsch 1995; Nixon et al. 1994; Price 1996; Rydin et al. 2002; Singh 1978; Soltis et al. 2002; Sporne 1974; Stefanovic et al. 1998; Stewart and Rothwell 1993; Taylor and Taylor 1993.

Cycadales

As Cycadales constituem um agrupamento antigo que claramente reteve caracteres primitivos, como a presença de gametas masculinos móveis. As Cycadales evoluíram no Carbonífero ou no início do Permiano, cerca de 280 milhões de anos atrás, e atingiram sua maior diversidade e abundância na Era Mesozóica. Hoje as Cycadales são principalmente plantas relictuais do Hemisfério Sul e muitas espécies estão ameaçadas e/ou em perigo de extinção.

O grupo é monofilético, a julgar por sinapomorfias morfológicas, como traços foliares em forma de anel, um arranjo especial de feixes vasculares no pecíolo (em forma de Ômega), a presença de canais de mucilagem e de meristemas característicos, bem como a presença de compostos tóxicos denominados cicasinas. Estes e outros compostos tóxicos podem ter sido importantes na evolução de Cycadales como defesas contra fungos e bactérias. Em algumas regiões, as toxinas das Cycadales são responsáveis por casos de paralisia parcial ou total do gado que eventualmente as consome.

Outra sinapomorfia de Cycadales é a presença de um tipo especial de raízes denominado **raízes coralóides** devido a sua semelhança superficial com a forma dos corais. Essas raízes contêm cianobactérias que promovem a fixação de nitrogênio, como acontece com as bactérias das Fabaceae. As cianobactérias convertem o nitrogênio gasoso, que não pode ser aproveitado pelas Cycadales, em formas que podem ser aproveitadas por essas plantas. Assim, elas obtêm uma fonte de nitrogênio que lhes permite desenvolver-se em solos pobres em nutrientes.

As Cycadales geralmente apresentam aspecto de palmeira, com um caule não-ramificado de até 20 m de altura e com folhas grandes e compostas agrupadas no ápice do caule, ou apresentam aparência de samambaias, com um caule subterrâneo e folhas compostas. A maioria das Cycadales apresenta **catáfilos**, folhas escamiformes que estão dispostas entre as folhas normais e com freqüência apresentam função de proteção. As Cycadales apresentam crescimento lento, e, em algumas espécies, o caule pode demorar até 500 anos para chegar a 1 m de altura.

Chave para as Famílias de Cycadales

1. Folíolos de prefoliação circinada, providos de nervura mediana e desprovidos de nervuras laterais; megasporófilos foliáceos, laxamente agrupados no ápice do caule e não formando estróbilos, pinado-lobados ou denteados acima dos óvulos, com 2-8 óvulos lateralmente aderidos à região basal . . . . . **Cycadaceae**
1. Folíolos de prefoliação reta ou conduplicada, com ou sem nervura mediana, mas providos de numerosas nervuras ± paralelas ou nervura mediana presente com numerosas nervuras laterais simples ou dicotomicamente divididas; megasporófilos muito reduzidos, valvados ou imbricados e providos de 2 óvulos reflexos, formando um estróbilo . . . . . **Zamiaceae**

Nas Cycadales, as estruturas reprodutivas estão dispostas em estróbilos que consistem em um eixo e megasporófilos (folhas portadoras de óvulos) e microsporófilos (folhas portadoras de pólen). Essas estruturas simples contrastam com os complexos cones das coníferas (ver a seguir). Todas as Cycadales apresentam estróbilos poliníferos, e todas, exceto *Cycas*, apresentam estróbilos ovulíferos. Embora as Cycadales produzam grande quantidade de pólen (o que sugere polinização pelo vento), os principais vetores de pólen são insetos. Coleópteros (e em menor grau, abelhas) efetuam o deslocamento de pólen. Os eventos de polinização e fertilização podem estar separados por até 7 meses.

As sementes das Cycadales geralmente apresentam uma sarcotesta brilhante e colorida (rosa, alaranjada ou vermelha) e costumam ser dispersas por aves, morcegos, gambás, tartarugas e outros animais. Os megasporófilos de algumas Cycadales são coloridos e atraem dispersores. As sementes de algumas espécies flutuam e são dispersas pelas correntes oceânicas. Outras espécies apresentam sementes pesadas que são simplesmente dispersas pela gravidade.

A dioecia é característica de todas as Cycadales e deve ser determinada por cromossomos sexuais. O número cromossômico varia consideravelmente entre (mas não dentro) os gêneros e é um caráter de importância taxonômica.

Cycadales consiste em 2 famílias, 10-11 gêneros e cerca de 300 espécies. Cycadaceae contém apenas *Cycas*; Zamiaceae contém os outros 9-10 gêneros, incluindo *Stangeria* (que tem sido freqüentemente incluído na família monogenérica Stangeriaceae).

Referências: Crane 1988; Johnson and Wilson 1990; Hemsen et al. 2006; Hill et al. 2003; Jones 1993; Landry 1993; Norstog and Nicholls 1997; Norstog and Fawcett 1989; Rai et al. 2003; Stevenson 1990,1991,1992.

Cycadaceae Pers.
(Família das Cycas)

Plantas com aspecto de palmeiras, pouco ou não-ramificadas, caule lenhoso coberto com os remanescentes das bases foliares antigas e com as folhas concentradas no ápice do caule; ou *com aspecto de samambaias* e providas de caule subterrâneo. Folhas persistentes, espiraladas, *pinado-compostas*; **folíolos com prefoliação circinada, providos de nervura mediana e desprovidos de nervuras laterais,** inteiros, os da região proximal da folha com freqüência espinescentes. Microsporófilos agrupados em estróbilos compactos; pólen sem vesículas de ar, com um único sulco. *Megasporófilos agrupados no ápice do caule, foliáceos e não concentrados em estróbilos;* óvulos, 2-8, na margem dos megasporófilos. Sementes grandes, *ligeiramente achatadas,* e cobertas por *uma sarcotesta carnosa, brilhante e colorida.*

Distribuição e ecologia: Madagascar, possivelmente África, sudeste da Ásia, Malásia, Austrália e Polinésia. Plantas de florestas e savanas. Muitas espécies toleram o fogo por apresentar caule subterrâneo ou por ter o caule coberto de bases foliares persistentes.

Gênero/espécies: 1 (*Cycas*)/ cerca de 20 spp.

Importância econômica e produtos: muitas espécies são populares como plantas ornamentais. O caule é a fonte de um tipo de amido denominado sagu, utilizado por alguns povos em período de escassez. As sementes podem conter 20-30% desse amido que só pode ser consumido após a remoção das toxinas.*

Discussão: a família é característica pelos seus megasporófilos bem desenvolvidos, denteados a pinados e não-agrupados em estróbilos (Figura 8.20). *Cycas* é fortemente sustentado como o grupo-irmão das demais Cycadales por caracteres tanto morfológicos quanto moleculares. O registro fóssil desse gênero se estende até o Permiano, pelo menos 250 milhões de anos atrás. *Cycas* é atualmente o gênero com maior distribuição dentro da ordem.

As cianobactérias nas raízes coralóides produzem BMAA (β-metilamino-L-alanina), um aminoácido não-protéico que é neurotóxico. Em Guam, entre os Chamorros, verifica-se alta incidência de síndromes degenerativas (esclerose lateral amiotrófica/parkinsonismo). Esse povo consome raposas voadoras (morcegos frugívoros que consomem sementes de *Cycas*), e grandes quantidades de BMAA foram detectadas nos cérebros de Chamorros mortos por tais patologias. Acredita-se que esta alta taxa de BMAA potencie as doenças degenerativas.

Referências: Cox et al. 2005; Hemsen et al. 2006; Hill et al. 2003; Johnson and Wilson 1990; Rai et al. 2003.

* N. de T. Na verdade, o consumo de tais plantas é desaconselhável sob qualquer circunstância (ver Discussão).

FIGURA 8.20 Cycadaceae. *Cycas circinalis*: megasporófilos em planta ovulífera (x 0,5).

Zamiaceae Horianow
(Família da zâmia ou "catuaba")

Plantas com aspecto de samambaia com caule subterrâneo ou *com aspecto de palmeiras* com caules aéreos e não-ramificados, de até 18 m de altura, folhas pinado-compostas agrupadas próximas do ápice do caule. Caule nu ou coberto por bases foliares persistentes. Folhas pinado-compostas (raramente bipinado-compostas), espiraladas, persistentes, coriáceas, com ou sem espinhos na raque e no pecíolo; *folíolos de prefoliação reta, com numerosas nervuras ± paralelas* (com nervura mediana e nervuras secundárias dicotomicamente ramificadas em *Stangeria*), inteiros, denteados ou com espinhos pontiagudos. Microsporófilos agrupados em estróbilos compactos, com numerosos microsporângios pequenos e freqüentemente agregados; pólen sem vesículas de ar, com um único sulco. **Estróbilo megasporangiado**, 1 a muitos por planta, mais ou menos globoso a ovóide ou cilíndrico, desintegrando-se na maturidade; **megasporófilos** congestos, simétrica ou assimetricamente peltados, valvados ou imbricados, **providos de 2 óvulos cada.** Semente grandes (1-2 cm ou mais de comprimento), **± arredondadas em secção transversal,** com *sarcotesta carnosa e colorida* e uma região interna dura; 2 cotilédones (Figura 8.21).

Distribuição e ecologia: regiões tropicais a temperadas do Novo Mundo, Austrália e África. Tais plantas crescem em solos pobres e secos de formações campestres ou florestais ou até em florestas tropicais. O único representante das Cycadales nos Estados Unidos é *Zamia floridana,* da Flórida e do sul da Geórgia.

Gêneros/espécies: 9/111. ***Principais gêneros:*** *Encephalartos* (35 spp.), *Zamia* (35), *Macrozamia* (14), *Ceratozamia* (10) e *Dioon* (10).

Importância econômica e produtos: muitas espécies são cultivadas como ornamentais de jardim (em climas amenos) ou como plantas de interiores. Como em *Cycas,* o caule e as sementes de muitas Zamiaceae são fonte do amido do sagu. A remoção das cycasinas (glicosídeos tóxicos) e macrozaminas por meio de lavagem ou fervura é necessária antes do consumo do sagu.

Discussão: o estróbilo seminífero da família está entre as maiores e mais pesadas estruturas reprodutivas das plantas com sementes, pesando até 40 kg e atingindo 60 cm de comprimento e 30 cm de diâmetro. As sementes também são grandes, atingindo até 4 cm de comprimento. *Zamia* é incomum também por apresentar espécies com muitos números cromossômicos diferentes, e a delimitação das espécies no gênero é dificultosa.

Bowenia, que apresenta duas ou três espécies restritas às regiões tropicais do nordeste da Austrália, é único por apresentar folhas bipinado-compostas. Esse gênero já foi incluído em uma família própria, sozinho ou junto com *Stangeria,* gênero que abrange uma única espécie do sul da África. *Stangeria* apresenta uma venação foliar característica (ver descrição da família). As análises moleculares efetuadas até o presente indicam que ambos os gêneros estão inseridos dentro de Zamiaceae, mas as suas relações com outros integrantes da família ainda não estão claras.

Zamia apresenta ampla distribuição, é morfologicamente diverso e contém muitas espécies. Coleópteros consumidores de pólen são os polinizadores de *Zamia* na Flórida e no México. A liberação de certos compostos aromáticos aparentemente estimula a visita de coleópteros nos estróbilos microsporangiados que fornecem comida e local de oviposição para larvas e adultos, respectivamente. Coleópteros adultos consomem pólen e ficam também cobertos com ele. A polinização acontece quando coleópteros carregando pólen visitam os estróbilos megasporangiados onde os insetos não conseguem comida, nem um local para ovipor. Algumas análises moleculares sugerem uma relação de parentesco entre *Zamia, Microcycas* e *Ceratozamia,* e todos os três gêneros apresentam megasporófilos valvados e folíolos articulados (possíveis sinapomorfias).

Referências: Hill et al. 2003; Johnson and Wilson 1990; Landry 1993; Norstog and Fawcett 1989; Norstog and Nicholls 1997; Rai et al. 2003; Stevenson 1991,1992.

Ginkgoales

Ginkgoaceae Engler
(Família do *Ginkgo*)

Árvores de até 30 m de altura, com copa mais ou menos assimétrica e casca cinzenta e sulcada. Canais resiníferos ausentes. Folhas simples, espiraladas e amplamente espaçadas ao longo de macroblastos e também *congestas em braquiblastos;* **em formato de leque,** bilobadas ou inteiras; **decíduas** e de cor amarelo-brilhante no outono; **com venação dicotômica.** Plantas dióicas. Estróbilos poliníferos dispostos em braquiblastos, longos e pêndulos; pólen desprovido de vesículas aeríferas. **Óvulos em pares, sobre um pedúnculo longo, dispostos por sua vez sobre braquiblastos;** com freqüência 1 semente por pedúnculo (o outro óvulo não se desenvol-

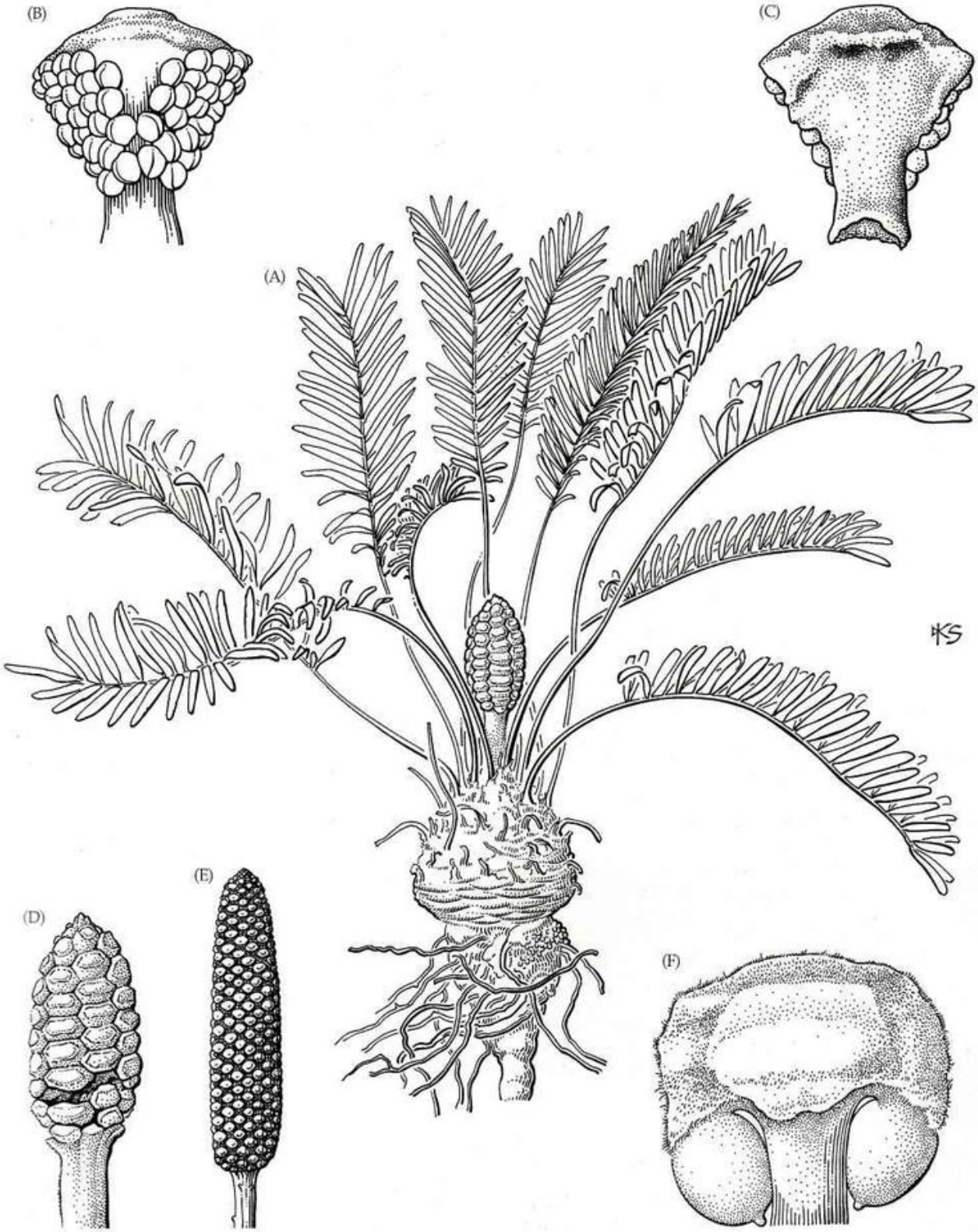


FIGURA 8.21 Zamiaceae. *Zamia floridana*: (A) hábito da planta ovulífera (algumas folhas removidas) com estróbilo no período da polinização; observe a raiz pivotante grande com raízes laterais e raízes coraloides (à direita, próximas da junção entre o caule e as raízes) (x 0,75); (B) superfície abaxial do microsporófilo, com microsporângios (x 4,5); (C) superfície adaxial do microsporófilo (x 4,5); (D) estróbilo ovulífero no período da polinização; observe a separação dos megasporófilos na porção inferior do estróbilo, o que permite o ingresso dos polinizadores e de pólen (x 0,75); (E) estróbilo microsporangiado durante a liberação do pólen (x 0,5); (F) vista adaxial do megasporófilo com dois óvulos, cujas micrópilas apontam ao eixo do estróbilo (x 4,5). (Fonte: Stevenson 1991, *J. Arnold Arbor.* Suppl. Series 1: pp. 367-384.)

ve em semente), com cerca de 2,5 cm de diâmetro, com uma sarcotesta carnosa de odor desagradável e uma região interna dura; 2-3 cotilédones (ver Figura 7.11F-H).

Distribuição e ecologia: limitada a regiões remotas da China, possivelmente extinta na natureza. Sabe-se muito pouco sobre a ecologia desta espécie.

Gêneros/espécies: 1 (*Ginkgo*)/ 1(*G. biloba*).

Importância econômica e produtos: *Ginkgo biloba* tem sido cultivada de longa data como planta ornamental nas proximidades de templos religiosos do Leste Asiático. Uma planta provavelmente pode viver mais de 1.000 anos, e estas velhas árvores são, seguramente, a origem das árvores cultivadas em muitas regiões do planeta. Hoje *Ginkgo* é muito cultivado como ornamental, por causa da sua atrativa folhagem. Em geral, cultivam-se os indivíduos poliníferos, pois não produzem as sementes com odor desagradável. O gametófito e o embrião são uma iguaria na culinária chinesa, sejam fritos, fervidos ou torrados.

Discussão: os primeiros representantes de *Ginkgo* apareceram no Triássico Tardio, mais de 200 milhões de anos atrás, e as estruturas reprodutivas mudaram muito pouco sua aparência externa nos últimos 120 milhões de anos. Durante o início do Jurássico, parentes extintos de *Ginkgo* eram amplamente distribuídos e diversos, e talvez constituíssem três famílias. Hoje, ironicamente, mesmo raro ou até possivelmente extinto na natureza, *Ginkgo* é utilizado em arborização urbana.

As largas e decíduas folhas de *Ginkgo* são diferentes de todas as outras folhas de gimnospermas (ver Figura 8.22). A presença de gameta masculino móvel é conhecida apenas em *Ginkgo* e Cycadales e deve constituir um caráter primitivo, assim como a ausência de tubo polínico. *Ginkgo* não está proximamente relacionado a nenhum outro grupo atual.

FIGURA 8.22 Ginkgoaceae. Comparação entre uma folha de *Ginkgo biloba* e um *Gingko* fóssil do Triássico (cerca de 225 milhões de anos atrás), ilustrando quão pouco este gênero mudou ao longo da sua história evolutiva.

Ginkgo é uma das poucas plantas providas de cromossomos sexuais. Plantas ovulíferas carregam dois cromossomos X, e os indivíduos poliníferos são XY. A polinização é efetuada pelo vento, mas a fertilização só ocorre 4-7 meses depois. A suculência e odor das sementes sugere dispersão por animais, mas os potenciais dispersores são desconhecidos e podem estar extintos.

Referências: Page 1990b; Whetstone 1993; Zhou and Zhengzoos.

Coniferales (Coníferas)

As coníferas constituem o maior e o mais importante agrupamento de gimnospermas, do ponto de vista econômico e ecológico. Pinheiros, abetos, ciprestes, tuias e sequóias gigantes são árvores familiares, apreciadas e valorizadas. Os integrantes desses grupos são denominados coníferas, pois carregam as sementes em estruturas especiais denominadas cones. Os cones protegem os óvulos e as sementes e também facilitam a polinização e a dispersão. Essas estruturas compõem-se de um eixo que carrega caules curtos e muito modificados, as escamas ovulíferas. Tais escamas são subtendidas por brácteas, que são grandes e conspícuas (como em algumas Pinaceae), muito pequenas (outras Pinaceae) ou pequenas a grandes e mais ou menos fusionadas com a escama (como nas Cupressaceae). As sementes estão associadas com as escamas. As escamas da maioria das Pinaceae ou Cupressaceae são lenhosas ou coriáceas (Prancha 8.2A,F). O gênero *Juniperus* apresenta escamas mais ou menos suculentas e coloridas, conferindo aos cones um aspecto bacáceo (ver Figura 8.25H, P,Q) e fazendo com que sejam dispersos por animais. Em Podocarpaceae, os cones, via de regra, são reduzidos, apresentando escamas muito modificadas, suculentas e coloridas e apenas um único óvulo (Prancha 8.2B). Taxaceae apresenta sementes solitárias parcial ou totalmente envolvidas por um arilo suculento (Prancha 8.2D).

As coníferas datam do período Carbonífero, cerca de 300 milhões de anos atrás. Muitas das famílias atuais se desenvolveram durante o Triássico Tardio ou no início do Jurássico. Hoje as coníferas continuam importantes em regiões mais frias, como as florestas boreais da América do Norte e Ásia, onde pinheiros e outras coníferas são elementos florísticos dominantes. Outras coníferas – especialmente Araucariaceae, Podocarpaceae e Cupressaceae – são elementos conspícuos em florestas frias do Hemisfério Sul. As coníferas constituem um grupo de importância como plantas ornamentais e são também utilizadas na elaboração de papel, na construção e em muitos outros propósitos. Elas são freqüentemente mencionadas como plantas "sempre verdes" porque a folhagem da maioria das espécies é persistente, ou como plantas de "madeira mole", pois sua madeira é menos dura que a de muitas angiospermas.

A polinização é efetuada pelo vento. A maioria das coníferas, como a maioria das plantas com sementes não-angiospérmicas, apresenta uma gota de polinização, um fluido viscoso secretado pelo óvulo durante o período de polinização e que permite a captação do pólen carregado pelo vento. O pólen da maioria das Pinaceae apresenta duas **vesículas aeríferas:** apêndices pequenos em formato de asa que permitem que o pólen flutue na gota de polini-

Chave para Famílias Selecionadas de Coníferas

1. Sementes em cones lenhosos (carnosos apenas em *Juniperus*), em geral ocultas por escamas, poucas a muitas por cone; plantas muito resinosas 2
1. Sementes parcial ou quase totalmente envolvidas por estruturas carnosas e freqüentemente coloridas, em geral solitárias; plantas ligeiramente resinosas 4
2. Uma semente por escama . . . . . **Araucariaceae**
2. Sementes, em geral mais de 1 por escama 3
3. Folhas escamiformes ou aciculares, espiraladas, opostas ou verticiladas, persistentes nos ramos após a senescência (mas a maioria dos ramos cai com a idade); pólen sem vesículas aeríferas; escamas valvadas ou imbricadas (e então folhas com a forma de escamas e opostas), achatadas ou peltadas, fusionadas às brácteas, suculentas em *Juniperus*; sementes com 2-3 asas laterais (menos freqüentemente sem asas), 1-20 por escama . . . . . **Cupressaceae**
3. Folhas lineares a aciculares, espiraladas, saindo dos ramos (ou braquiblastos, em *Pinus*); pólen geralmente provido de vesículas aeríferas; escamas imbricadas, achatadas, livres das brácteas; sementes com asa terminal (raramente sem asa), 2 por escama . . . . . **Pinaceae**
4. Sementes mais ou menos envolvidas por uma escama especializada (o epimácio), não um arilo, e geralmente associada com brácteas coloridas e suculentas; pólen em geral com vesículas aeríferas; estróbilos poliníferos com 2 esporângios por microsporófilo . . . . . **Podocarpaceae**
4. Sementes mais ou menos envolvidas por um arilo desenvolvido a partir do eixo logo abaixo do óvulo; pólen sem vesículas aeríferas; estróbilos poliníferos com 2-9 esporângios por microsporófilos . . . **Taxaceae**

zação em direção ao óvulo ou facilitam a orientação do pólen, promovendo a germinação. Alternativamente, o pólen pode ser retido por estruturas mais ou menos viscosas na proximidade do óvulo. O pólen germina e cresce através de um tubo polínico em direção ao óvulo (o gameta masculino carece de flagelos).

As coníferas são geralmente monopodiais, com um tronco ou caule central dominante. Com a idade, a copa pode ramificar-se irregularmente. Os ramos são com freqüência verticilados, pelo menos quando a planta é jovem.

As coníferas compreendem 7 famílias, 60-65 gêneros e mais de 600 espécies. As relações entre os principais grupos de coníferas são mostradas na Figura 8.23. As cinco famílias aqui tratadas contêm a maioria das espécies do grupo.

Referências: Brunsfeld et al. 1994; Eckenwalder 1976; Farjon 1990, 2005a; Hart 1987; Kelch 1997; Page 1990a,c-f; Price et al. 1987; Price and Lowenstein 1989; Quinn et al. 2002; Richardson 1998; Singh 1978; Sporne 1974; Stefanovic et al. 1998; Thieret 1993a; Watson and Eckenwalder 1993.

Pinaceae Adanson
(Família do pinheiro)

Árvores (ocasionalmente arbustos), com freqüência apresentando casca e/ou folhas aromáticas; *presença de canais resiníferos no lenho e nas folhas.* Ramos opostos ou verticilados (raramente alternos). Folhas simples, *lineares a aciculares* (raras vezes estreitamente ovadas), espiraladas, mas com freqüência parecendo dísticas devido a uma torção da base foliar, fazendo com que a maioria das folhas fique disposta no mesmo plano, agrupadas ou fasciculadas em grupos de 2-5 em *Pinus*, sésseis ou curto-pecioladas, em macroblastos ou densamente agrupadas em braquiblastos, persistentes (decíduas em *Larix* e *Pseudolarix*). *Plantas monóicas.* Estróbilos microsporangiados com microsporófilos de simetria bilateral em arranjo espiralado, 2 microsporângios na superfície abaxial do microsporófilo; grãos de pólen com 2 vesículas aeríferas (ausentes em *Larix, Pseudotsuga* e todas as espécies de *Tsuga*, exceto duas). *Cones com complexos de brácteas e escamas achatadas, em arranjo espiralado;* escamas persistentes (decíduas em *Abies, Cedrus* e *Pseudolarix*), *brácteas livres das escamas,* mais longas até muito mais curtas que as escamas; amadurecimento em 2 (3) anos; *2 óvulos,* **invertidos** (micrópila dirigida em direção ao eixo do cone), na superfície adaxial da escama; poucos arquegônios por óvulo, não agrupados. **Sementes com longa asa terminal,** derivada do tecido da escama (asa reduzida ou ausente em algumas espécies de *Pinus*); embrião reto, 2-18 cotilédones (Figura 8.24; ver também Figura 7.13A-E).

Distribuição e ecologia: Pinaceae é quase completamente restrita ao Hemisfério Norte. Três gêneros crescem apenas no Leste Asiático; *Cedrus* é restrito ao norte da África, Oriente Médio, Chipre e Himalaia; e os seis maiores gêneros apresentam ampla distribuição no Hemisfério Norte. A família habita desde regiões temperadas até o Círculo Polar Ártico, desde solos bem drenados até solos permanentemente saturados de água e desde o nível do mar até 4.800 m de altura no leste do Tibet. As sementes dos pinheiros são componentes importantes na alimentação de aves, esquilos e outros roedores. Integrantes dessa família fornecem abrigo para muitas espécies da fauna e são importantes na fixação do solo.

(A)

Coniferales: Cupressaceae
Chamaecyparis obtusa: cones

(B)

Coniferales: Podocarpaceae
Podocarpus macrophyllus: cones ovulíferos maduros

(C)

Coniferales: Pinaceae
Pinus palustris: hábito

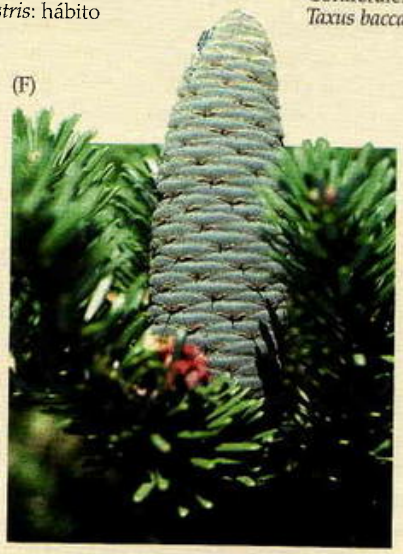
(D)

Coniferales: Taxaceae
Taxus baccata: arilo

(E)

Coniferales: Araucariaceae
Araucaria heterophylla: hábito

(F)



Coniferales: Pinaceae
Abies sp.: cone ovulífero

(G)

Coniferales: Pinaceae
Picea torano: ramo com folhas

PRANCHA 8.2 Gimnospermas: Coniferales

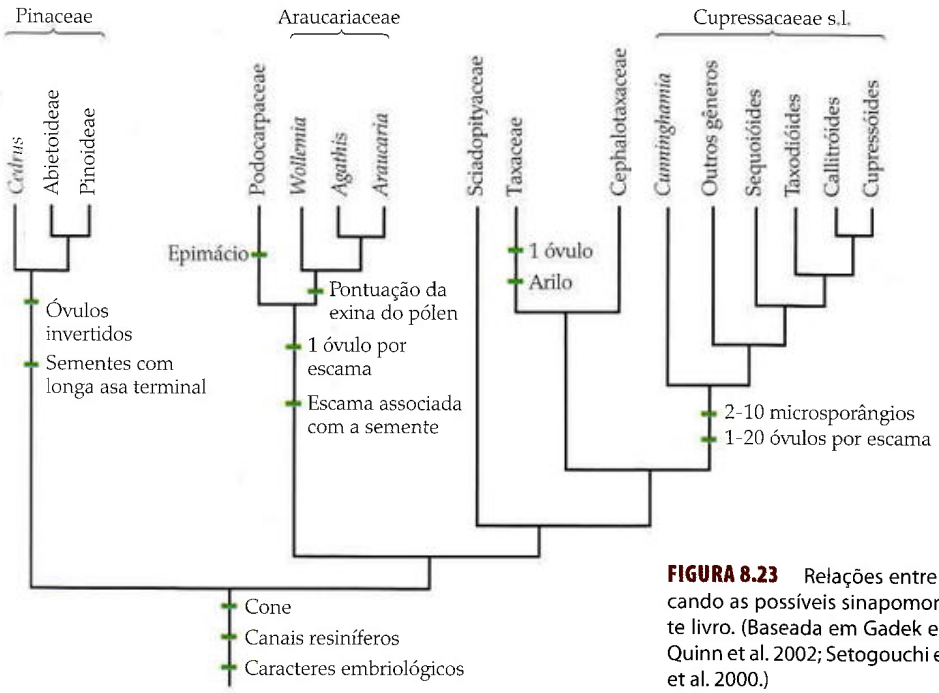


FIGURA 8.23 Relações entre os principais grupos de coníferas, indicando as possíveis sinapomorfias para as cinco famílias tratadas neste livro. (Baseada em Gadek et al. 2000; Kelch 1998; Little et al. 2004; Quinn et al. 2002; Setogouchi et al. 1998; Stefanovic et al. 1998; e Wang et al. 2000.)

Gêneros/espécies: 10/220. ***Principais gêneros:*** *Pinus* (100 spp.), *Abies* (40), *Picea* (40), *Larix* (10), *Tsuga* (10) e *Pseudotsuga* (cerca de 5).

Importância econômica e produtos: Pinaceae é provavelmente a principal fonte de madeira no mundo. A madeira dos gêneros *Pinus, Pseudotsuga, Picea, Tsuga, Larix, Abies* e *Cedrus* é intensivamente utilizada na construção, na produção de celulose, em cercas, em postes telefônicos, na marcenaria, na decoração de interiores e em muitos outros propósitos. Muitas espécies apresentam madeira considerada de ótima qualidade para construção. A madeira de algumas espécies de *Picea* é preferida para o fabrico de instrumentos musicais, como violinos. Muitas espécies são largamente utilizadas como plantas ornamentais e centenas de cultivares foram desenvolvidos com essa finalidade. As sementes sem asas de alguns *Pinus* do oeste dos Estados Unidos eram consumidas por povos indígenas locais. Essas sementes, bem como as sementes de algumas espécies européias, são consideradas uma iguaria na culinária. Rosina e terpentina são extraídas de diversas espécies de pinheiros.

Discussão: Pinaceae é a maior e mais importante (em termos ecológicos e econômicos) família de coníferas. Espécies dos maiores gêneros – *Abies, Picea* e *Pinus* – são componentes principais de florestas temperadas e frias do Hemisfério Norte. *Pinus* com freqüência domina florestas sujeitas a fogo periódico em regiões mais temperadas, como as do sudeste do Estados Unidos (Prancha 8.2C).

Numerosos caracteres – a inversão dos óvulos, a presença de asa terminal e proeminente, o padrão de proembriogenia, o tipo de proteína dos plastídios das células crivadas e a ausência de compostos biflavonóides – sustentam a monofilia de Pinaceae. A família não é filogeneticamente próxima de outros grupos de coníferas e provavelmente é o grupo-irmão das demais coníferas como um todo (ver Figura 8.23).

Caracteres muito congruentes de morfologia e imunológicos das proteínas das sementes dividem Pinaceae em duas subfamílias, Abietoideae e Pinoideae. Abietoideae inclui *Abies, Cedrus, Keteleeria, Pseudolarix e Tsuga,* enquanto Pinoideae inclui *Cathaya, Larix, Picea, Pinus* e *Pseudotsuga*. Análises filogenéticas de três genes – *matK*, do cloroplasto, o gene mitocondrial *nad5* e o gene nuclear *4CL* – concordam com essa subdivisão da família, com exceção da localização de *Cedrus*, que aparece como grupo-irmão dos demais integrantes da família. Pinoideae é sustentada por numerosas sinapomorfias (ausência de canais resiníferos no envoltório da semente, ausência de base estreita e pedunculada na escama dos cones e presença de dois canais resiníferos no cilindro vascular da raiz pivotante jovem) e contém dois clados, *Pseudotsuga* e Larix, e *Cathaya, Picea* e *Pinus*. Abietoideae, nas análises moleculares, apresenta dois conjuntos de grupos-irmãos, *Abies* e *Keteleeria* e *Pseudolarix* e *Tsuga*. O gênero monotípico *Nothotsuga* é muito próximo de *Tsuga* e é melhor considerado como uma espécie deste último gênero.

Pinus é muito característico por suas folhas agrupadas em conjuntos de dois a cinco e por suas escamas ovulíferas apicalmente espessadas e providas de um espinho. Esse gênero apresenta também o mais longo registro fóssil dentre as Pinaceae atuais, estendendo-se até o Jurássico ou o início do Cretáceo. No final do Cretáceo, dois subgêneros monofiléticos – *Pinus* e *Strobus* – já estavam diferenciados. Os integrantes do subgênero *Pinus* são denominados "pinheiros duros", pois sua madeira é mais dura que a do subgênero *Strobus*, comumente denominados "pinheiros macios". Os dois subgêneros diferem também em outros caracteres anatômicos e no número de feixes vasculares presentes nas folhas, dois no subgênero *Pinus* e um no subgênero *Strobus*. Os fascículos de folhas estão rodeados por uma bai-

(A)
(B)
(C)
(D)
(E)
(F)
(G)
(H)
(I)
(J)
(K)
(L)
(M)
(N)
(O)
(P)
(Q)
(R)
(S)

◀ **FIGURA 8.24** Pinaceae. *Pinus subgênero Strobus, P. strobus*: (A) ápice de ramo com as folhas da última estação, gemas novas e dois cones ovulíferos no período da polinização (x 0,7); (B) braquiblastos, mostrando brácteas, folhas escamiformes e folhas aciculares em desenvolvimento (x 2,7); (C) detalhe das bases dos braquiblastos maduros; as brácteas e escamas foliares caíram (x 2,7); (D) secção transversal esquemática de folha acicular mostrando um único feixe fibrovascular e dois canais resiníferos (x 20); (E) estróbilo microsporangiado pouco antes da deiscência (x 5,3); (F, G) vistas lateral e abaxial do microsporófilo, mostrando os dois esporângios abaxiais deiscentes (x 13); (H) grão de pólen, mostrando as duas vesículas aeríferas (x 330); (I) cone ovulífero no período da polinização (x 4); (J) detalhe do cone ovulífero, mostrando as escamas ovulíferas com óvulos e as brácteas que as subtendem, no período da polinização (x 13); (K) detalhe da vista lateral de uma escama ovulífera e uma bráctea no período de polinização; um óvulo com dois apêndices micropilares visíveis (x 16); (L, M) vistas abaxial e adaxial da escama ovulífera e da bráctea no período de polinização, mostrando apêndices micropilares nos dois óvulos (x 16); (N) quatro cones no final da primeira estação de crescimento, com todos os fascículos de folhas que os rodeavam removidos; gemas laterais e terminais visíveis (x 0,7); (O) escama ovulífera com duas sementes em desenvolvimento, no período de polinização dos cones do ano seguinte, mostrando vestígios dos apêndices micropilares e desenvolvimento das asas (x 4); (P) cone maduro (x 0,7); (Q) semente madura, após a asa ter se separado da escama ovulífera (x 1,3); (R) secção longitudinal da semente com a asa removida, mostrando o embrião rodeado por tecido do megagametófito (pontilhado), micrópila dirigida contra a base (x 7); (S) embrião mostrando numerosos cotilédones (x 8). (Fonte: Price 1989, *J. Arnold Arbor.* 70: pp. 247-305.)

nha persistente em *Pinus* e decídua em *Strobus*. Cerca de 65 espécies de Pinus são nativas na América do Norte, com maiores concentrações no México, Califórnia e sudeste dos Estados Unidos.

Pinaceae abrange as árvores mais longevas: *Pinus longaeva*, uma espécie alpina do sudoeste dos Estados Unidos, pode viver por mais de 5.000 anos. Mesmo não se comparando às Cupressaceae em tamanho e volume, Pinaceae contém algumas árvores grandes. *Pseudotsuga menziesii*, por exemplo, atinge até 80 m de altura, e muitos pinheiros excedem 60 m.

Referências: Farjon 2005c; Farjon and Styles 1997; Ger-nandt et al. 2005; Page 1990c; Price 1989; Richardson 1998; Stefanovic et al. 1998; Syring et al. 2005; Thieret 1993a; Wang et al. 2000; Wegst 2006.

Cupressaceae Gray
(Família do cipreste)

Árvores ou arbustos, com madeira e folhagem geralmente aromáticas. Casca dos troncos geralmente fibrosa, soltando-se em longas tiras em árvores maduras, ou formando placas. Folhas persistentes (decíduas em três gêneros), simples, espiraladas ou torcidas na base e parecendo dísticas, opostas ou verticiladas, *em formato de escama, adpressas, com comprimento de 1 a 30 mm, curtas a lineares,* com canais resiníferos, caindo junto com os ramos laterais; folhas adultas adpressas ou expostas, às vezes expostas e lineares nos ramos principais e adpressas e escamiformes nos ramos laterais; folhas escamiformes às vezes dimórficas, as folhas laterais providas de quilha e envolvendo o ramo e as folhas no ápice e base do ramo achatadas. *Plantas monóicas* (dióicas em *Juniperus*). Estróbilos microsporangiados com microsporófilos em disposição espiralada ou oposta; **2-10 microsporângios** na superfície abaxial do microsporófilo; pólen desprovido de vesículas aeríferas. Cone amadurecendo em 1-3 anos; escamas peltadas ou basalmente aderidas e achatadas, suculentas em *Juniperus*, fusionadas às brácteas, persistentes (decíduas em *Taxodium*); **1-20 óvulos**, na superfície adaxial da escama ovulífera, eretos (as micrópilas apontando para fora do eixo do cone; em algumas espécies os óvulos estão eventualmente invertidos); arquegônios em número muito variável por óvulo, agregados. Sementes com 2 (3) curtas asas laterais (as asas estão ausentes em alguns gêneros); embrião reto, 2-15 cotilédones (Figura 8.25).

Distribuição e ecologia: família cosmopolita, de climas temperados a frios. Cerca de três quartos das espécies ocorrem no Hemisfério Norte. Aproximadamente 16 gêneros contêm apenas uma espécie e muitos destes apresentam distribuições restritas. Os integrantes dessa família crescem em hábitats diversos, desde regiões com solos encharcados até solos secos e desde o nível do mar até grandes altitudes em regiões montanhosas. As duas espécies de *Taxodium* do sudeste dos Estados Unidos com freqüência crescem em ambientes pantanosos.

Gêneros/espécies: 29-32/110-130. ***Principais gêneros:*** *Juniperus* (ca. 68 spp.), *Callitropsis* (18); *Callitris* (15); *Cupressus* (12); *Chamaecyparis* (7); *Thuja* (5); *Taxodium* (3); *Sequoia* (1) e *Sequoiadendron* (1).

Importância econômica e produtos: a família fornece madeira de ótima qualidade. *Cryptomeria, Chamaecyparis, Juniperus, Sequoia, Taxodium, Thuja* e muitos outros gêneros fornecem madeira apropriada para a construção de casas, a fabricação de lápis, a construção de barcos e muitos outros propósitos. Muitas madeiras dessa família são naturalmente fragrantes e têm sido utilizadas em armários de roupas para afugentar traças e como essências na fabricação de perfumes. Cones de *Juniperus communis* têm sido utilizados como aromatizantes do gin. O pólen de *Juniperus* contém um dos mais potentes alergênicos, e a grande quantidade de pólen produzida está correlacionada com sinusites e alergias nasais e pulmonares em humanos e animais domésticos. *Chamaecyparis, Cupressus, Juniperus, Platycladus, Thuja* e outros gêneros são largamente cultivados como ornamentais.

Discussão: esta família, por muito tempo, foi dividida em Cupressaceae s.s. e Taxodiaceae, com base em diferenças das folhas. As folhas de Cupressaceae s.s. são escamiformes e opostas ou verticiladas e lineares, enquanto as folhas de Taxodiaceae são principalmente espiraladas e lineares. As folhas de *Metasequoia* (Taxodiaceae), no entanto, são opostas, e aquelas de *Athrotaxis* (Taxodiaceae) podem ser escamiformes. Há muitas semelhanças (e potenciais sinapomorfias) entre as duas famílias: a fusão das escamas ovulíferas e as brácteas; sementes com asas laterais derivadas do envoltório seminal; um ou dois microsporângios por microsporófilo; mais de duas sementes por escama ovulífera; deciduidade dos ramos pequenos; arquegônios agrupados; grãos de pólen sem vesí-

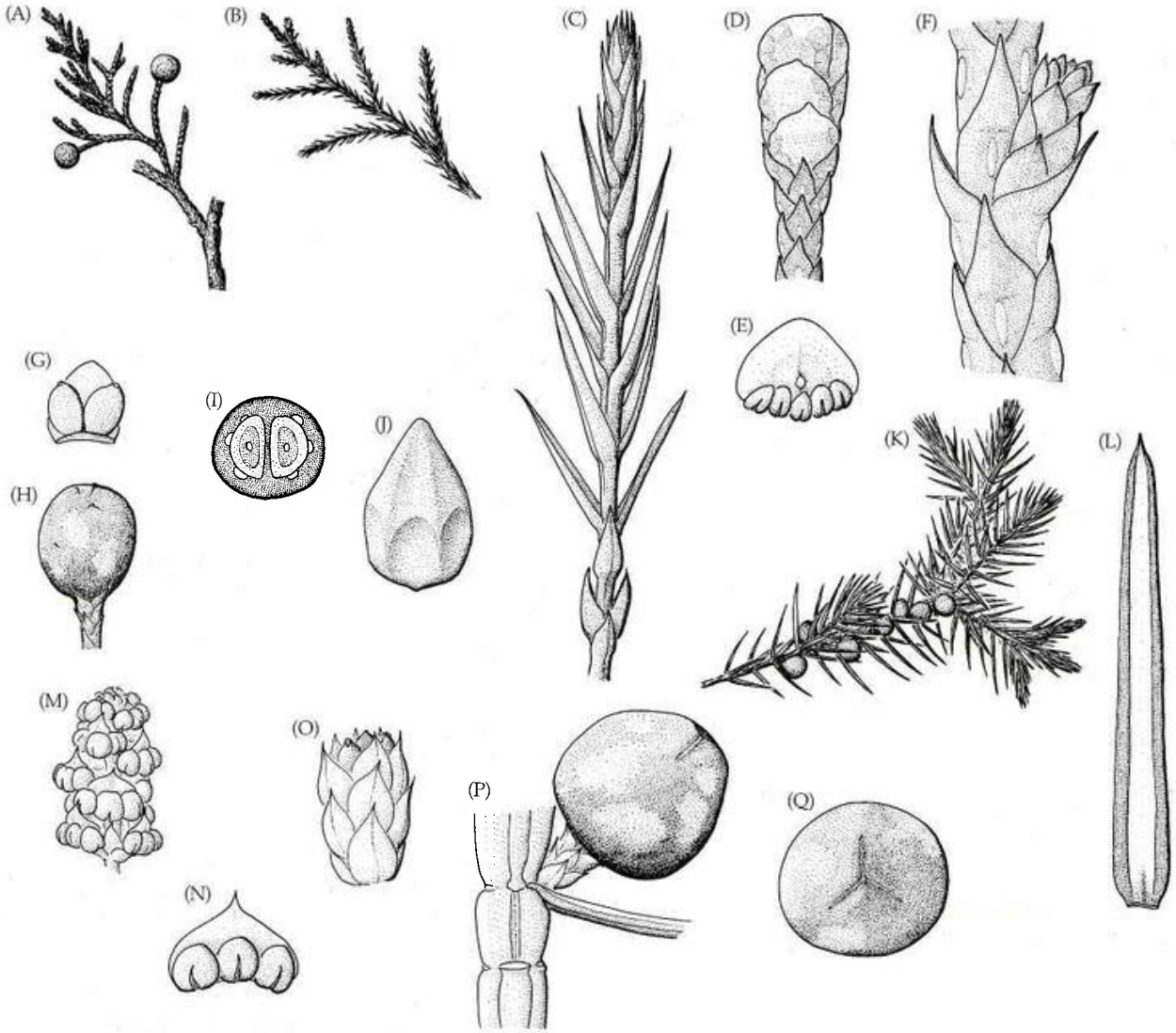


FIGURA 8.25 Cupressaceae. (A-J) *Juniperus virginiana*: (A) ramos com folhas escamiformes e cones ovulíferos maduros (x 0,9); (B) ramo com folhas escamiformes e aciculares (x 0,9); (C) detalhe de um ramo com folhas aciculares, mostrando as bases foliares decurrentes (x 6,2); (D) estróbilo microsporangiado antes da liberação do pólen, subtendido por numerosas folhas escamiformes (x 6,2); (E) microsporófilo (vista abaxial), mostrando esporângios deiscentes (x 12); (F) ramo com estróbilo ovulífero próximo do período da polinização (x 9); (G) escama ovulífera (vista adaxial) com 2 óvulos eretos, próximo do período de polinização (x 12); (H) cone ovulífero maduro com escamas ovulíferas fusionadas (x 3,7); (I) secção transversal do cone maduro com apenas duas sementes amadurecendo (observe as vesículas de resina fora das sementes) (x 3,7); (J) semente, mostrando cavidades e arestas (x 6,2). (K-Q) *J. communis*: (K) ramo, mostrando folhas ternadas e cones ovulíferos axilares (x 0,9); (L) detalhe de parte de uma folha decídua, em vista abaxial, mostrando uma grande e larga banda estomatífera (x 6,2); (M) estróbilo microsporangiado após a liberação do pólen (x 6,2); (N) microsporófilo, vista abaxial; (O) ramo axilar com cones ovulíferos jovens na região apical, mostrando três óvulos próximos do período de polinização (x 12); (P) porção de ramo com cone ovulífero maduro; observe as bases foliares remanescentes fusionadas ao caule maior (x 3,7); (Q) vista apical do cone ovulífero, mostrando as linhas de sutura entre três escamas ovulíferas fusionadas (x 3,7). (Fonte: Hart e Price 1990, *J. Arnold Arbor.* 71: pp. 275-332.)

culas aeríferas; presença de escamas ovulíferas peltadas em muitos gêneros; e caracteres de seqüências de DNA (Brunsfeld et al. 1994; Eckenwalder 1976; Hart 1987; Stefanovic et al. 1998; Tsumura et al. 1995; Watson e Eckenwalder 1993). Finalmente, Cupressaceae s.s é monofilética e provavelmente originou-se a partir de uma "Taxodiaceae" parafilética. Assim, todas as evidências parecem apontar a favor da fusão de ambas as famílias.

Cupressaceae s.s. se divide em dois clados bem sustentados: o clado cupressóide, abrangendo todos os grupos do Hemisfério Norte, e o clado callitróide, que compreende todos os *taxa* do Hemisfério Sul (ver Figura 8.23). Cupressaceae s.s. é o grupo-irmão de um clado taxodioideae muito bem sustentado que contém *Taxodium*, *Glyptostrobus* e *Cryptomeria*. *Taxodium* cresce no leste dos Estados Unidos e no México e, como seu gênero-irmão *Glyptostrobus* (do sul

e centro da China), é decíduo. *Cryptomeria* apresenta ampla distribuição na China e no Japão. Outro trio de gêneros bem sustentado que divergiu precocemente na história evolutiva de Cupressaceae é o clado sequoióide (*Metasequoia, Sequoia* e *Sequoiadendron*). *Metasequoia* era amplamente distribuído e muito comum no Hemisfério Norte desde o final do Cretáceo até o Mioceno. Hoje, sua área de distribuição natural abrange uma região isolada da China e, fora dessa distribuição, era conhecida como um fóssil até 1944. Seu hábito decíduo deve ter evoluído em paralelo com os de *Taxodium* e *Glyptostrobus*. *Sequoia* e *Sequoiadendron*, como *Metasequoia* e muitos outros gêneros, contêm apenas uma espécie cada e são geograficamente restritos. *Sequoia* é restrito às regiões costeiras do norte da Califórnia e sul do Oregon. *Sequoiadendron* é restrito às montanhas da região central da Califórnia. *Cunninghamia*, um gênero asiático de cerca de três espécies, é o grupo-irmão dos demais integrantes da família.

Juniperus faz parte do clado cupressóide e é o segundo maior gênero de coníferas depois de *Pinus*. *Juniperus* é restrito ao Hemisfério Norte, com centros de diversidade nos desertos do México e sudoeste dos Estados Unidos, no Mediterrâneo, na Ásia Central e na China. As espécies desse gênero ocorrem desde o nível do mar até regiões montanhosas e desde regiões desérticas até áreas brejosas. Algumas espécies são ruderais e têm invadido considerável quantidade de pastagens e campos. Os cones suculentos de *Juniperus* são consumidos por aves e pequenos mamíferos e suspeita-se que esse gênero tenha sido introduzido em regiões insulares (Açores, Bermuda e Ilhas Canárias) por meio de aves dispersoras.

Juniperus é o grupo-irmão do gênero *Cupressus*, do Velho Mundo, que até recentemente abrangia 16 espécies da América do Norte e do Sul. Essas espécies do Novo Mundo foram transferidas para *Callitropsis*. *Callitropsis nootkatensis* (o cipreste do Alasca) tem sido de difícil localização taxonômica devido a sua morfologia característica. Essa importante espécie madeireira do noroeste da América do Norte já foi incluída nos gêneros *Chamaecyparis, Cupressus* e *Xanthocyparis*. A espécie mais próxima do cipreste do Alasca deve ser *Callitropsis vietnamensis*, uma espécie recentemente descrita, de florestas remanescentes do norte do Vietnã.

Sciadopitys, comumente chamado de "pinheiro guarda-chuva", foi tradicionalmente incluído em "Taxodiaceae". As folhas desse gênero parecem estar fusionadas aos pares, mas é provável que essas estruturas pareadas sejam na verdade um tipo de caule modificado. Numerosos caracteres morfológicos, moleculares e outros tipos de diferenças sustentam a possibilidade de um *status* de família separada (Stefanovic et al. 1998), isto é, Sciadopityaceae.

Cupressaceae inclui as árvores de maior altura (*Sequoia sempervirens*, com quase 112 m de altura e 6,7 m de diâmetro) e as de maior volume do mundo (*Sequoiadendron giganteum*, sequóia gigante, 106 m de altura e 11,4 m de diâmetro). Algumas espécies podem viver 2.000-3.500 anos ou mais.

Referências: Adams 1993; Brunsfeld et al. 1994; Ecken-walder 1976; Farjon 2005b; Gadek et al. 2000; Hart 1987; Kusumi et al. 2000; Li and Xiang 2005; Little et al. 2004; Lit-tle 2006; Page 1990a,f; Price and Lowenstein 1989; Ste-fanovic et al. 1998; Tsumura et al. 1995; Watson and Ecken-walder 1993.

Podocarpaceae Endlicher
(Família do pinheiro-bravo)

Arbustos ou árvores de até 60 m de altura, ligeiramente resinosos. Folhas simples, inteiras, de formatos diversos (lineares e de até 30 cm de comprimento e 5 cm de largura ou pequenas e escamiformes), persistentes e alternas. *Plantas dióicas* (raramente monóicas). Estróbilos microsporangiados cilíndricos, com numerosos microsporófilos em arranjo espiralado, cada um provido de 2 microsporângios; pólen com 2 (0 ou 3) vesículas aeríferas. Cones com 1 a muitas escamas ovulíferas, cada uma com 1 óvulo, modificadas em uma estrutura suculenta (**epimácio**) e de aspecto *drupáceo*, raramente parecendo um cone (Prancha 8.2B). 2 Cotilédones, 2.

Distribuição e ecologia: Podocarpaceae é tropical e subtropical (ocorrendo com menos freqüência em regiões temperadas), especialmente no Hemisfério Sul. Para o Norte, a família se estende até o Japão, a América Central e o Caribe. Podocarpaceae cresce principalmente em florestas sazonais.

Gêneros/espécies: 17/170 ou mais. ***Principais gêneros:*** *Podocarpus* e *Dacrydium* (nenhum dos gêneros é monofilético e o número de espécies de cada um deles depende da classificação que se aceite).

Importância econômica e produtos: *Dacrydium, Podocarpus* e outros integrantes da família fornecem madeira de qualidade. *Podocarpus macrophyllus* é amplamente cultivado como planta ornamental em climas temperados.

Discussão: seqüências do gene 28S rRNA dão forte sustentação para uma relação de grupos-irmãos entre Podocarpaceae e Araucariaceae (ver Figura 8.23), sendo que ambas as famílias partilham as seguintes sinapomorfias: presença de um óvulo por escama ovulífera, escama ovulífera associada com a semente e, possivelmente, fusão entre a bráctea e a escama ovulífera. Todos, exceto dois dos gêneros de Podocarpaceae, apresentam um epimácio que é geralmente interpretado como uma escama ovulífera modificada que rodeia parcialmente o óvulo e que se torna suculenta na maturidade. Podocarpaceae também apresenta um estágio celular (possivelmente sinapomórfico) binucleado no início da embriogênese. A família é também notável pela diversidade na estrutura dos cones e pela variação no número cromossômico. Esse grupo deve ter ficado isolado de outras coníferas por muito tempo, no Hemisfério Sul.

Caracteres de DNA de *rbcL* sustentam a inclusão de gênero do Hemisfério Sul *Phyllocladus* (Phyllocladaceae) em Podocarpaceae, como grupo-irmão dos demais integrantes da família. Podocarpaceae contém também um curioso arbusto das florestas da Nova Caledônia, *Parasitaxus usta*, que carece de raízes e parasita outra Podocarpaceae, *Falcatifolium taxoides*.

Há muitas incertezas sobre a delimitação e as relações entre os gêneros que integram Podocarpaceae. Caracteres morfológicos e de 18S rDNA indicam que nem *Podocarpus* nem *Dacrydium* são monofiléticos, e alguns taxonomistas aceitam numerosos gêneros adicionais.

Referências: Axsmith et al. 1998; Conran et al. 2000; Kelch 1997,1998; Page 1990d; Quirtn et ai. 2002; Stefanovic et al. 1998;Tomlinson 1992.

Araucariaceae Henkel & W. Hochst
(Família do pinheiro-do-paraná)

Árvores longevas de até 65 m de altura e 6 m de diâmetro basal, muito resinosas, em geral bem simétricas e com formato geral cônico (Prancha 8.2E). Folhas inteiras, simples, de formatos variáveis (aciculares, escamosas, lineares, oblongas ou elípticas) às vezes no mesmo indivíduo, persistentes e pontiagudas em algumas espécies de *Araucaria*, espiraladas ou opostas. Plantas dióicas ou monóicas. Estróbilos microsporangiados cilíndricos e providos de muitos microsporófilos em arranjo espiralado, cada um com 4-20 microsporângios; pólen sem vesículas aeríferas, **exina foveada.** *Cones solitários, mais ou menos eretos e pesados,* amadurecendo em 2-3 anos e, eventualmente, desintegrando-se na árvore; *escamas ovulíferas com 1 único óvulo,* numerosas, em arranjo espiralado, achatadas, lineares a peltadas, brácteas mais ou menos mais longas que as escamas ovulíferas e fusionadas com estas últimas; *sementes grandes,* com ou sem asas marginais. Cotilédones, 2, às vezes profundamente divididos e parecendo 4 (Figura 8.26).

Distribuição e ecologia: Araucariaceae está praticamente restrita ao Hemisfério Sul, incluindo Ásia, Austrália, Nova Zelândia e América do Sul. Os integrantes dessa família crescem em florestas tropicais e subtropicais, bem como em regiões temperadas. A família é mais diversa na Nova Caledônia, onde crescem 5 espécies endêmicas de *Agathis* e 13 espécies endêmicas de *Araucaria*. As espécies da Nova Caledônia de cada gênero formam respectivos grupos monofiléticos de acordo com análises de *rbcL*. O pequeno grau de diversificação gênica entre as espécies de cada gênero sugere eventos de especiação relativamente recentes nos raros solos ultramáficos da Nova Caledônia. Em algumas espécies de *Araucaria*, alguns caracteres, tais como a presença de folhas pontiagudas, a capacidade de regeneração dos ramos e a proteção das gemas apicais por ramos jovens, sugerem adaptações contra herbívoros hoje extintos.

Gêneros/espécies: 3/32. ***Principais gêneros:*** *Agathis* (13 spp.) e *Araucaria* (18).

Importância econômica e produtos: os dois gêneros principais fornecem madeira de qualidade. Os maiores indivíduos, como aqueles de *Agathis australis* da Nova Zelândia, atingem até 65 m de altura e mais de 6 m de diâmetro e contêm um volume considerável de madeira. *Araucaria heterophylla* e *A. araucana* são muito apreciadas como plantas ornamentais.

Discussão: Araucariaceae, como Podocarpaceae, é uma família característica e quase exclusiva do Hemisfério Sul. O registro fóssil de Araucariaceae e *Araucaria* se estende a partir do Jurássico.

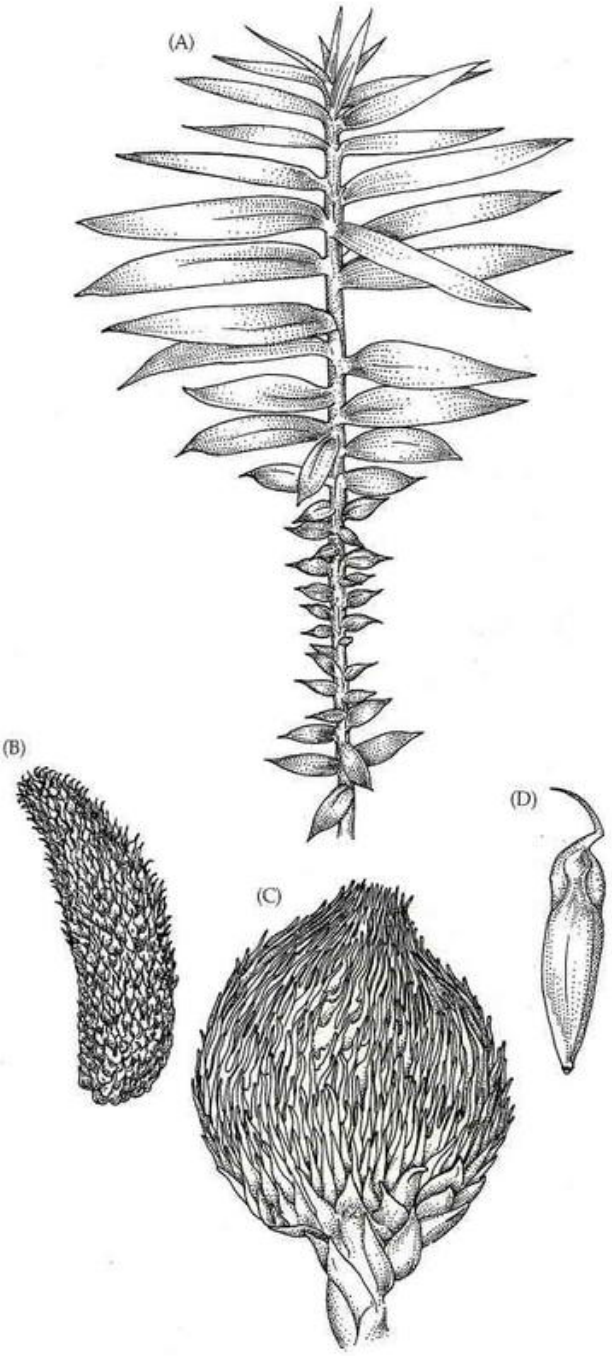


FIGURA 8.26 Araucariaceae. *Araucaria*: (A) ramo de *A. bidwilli*; (B-D) Estróbilo microsporangiado, cone e semente de *A. araucana*. (A reproduzida de Page 1990e; B-D, de Muñoz Pizarro 1959.)

Agathis e *Araucaria* diferem grandemente na estrutura foliar e reprodutiva. As folhas de *Agathis* são largas e opostas, enquanto as folhas de *Araucaria* são espiraladas e lineares a largas. *Agathis* é monóico e apresenta óvulos livres da escama ovulífera e sementes aladas. *Araucaria* é dióico* e apresenta

* N. de T. Na verdade, o gênero *Araucaria* apresenta espécies dióicas (as sul-americanas *A. araucana* e *A. angustifolia*) e monóicas (p. ex., *A. bidwilli*, e *A. excelsa*).

óvulos fusionados com a escama ovulífera e sementes geralmente sem asas. Seqüências de *rbcL* sustentam a monofilia de ambos os gêneros. Esses mesmos caracteres também sustentam a divisão do gênero em quatro seções baseadas em caracteres não-moleculares, tais como o número de cotilédones, a posição dos estróbilos microsporangiados e caracteres das células da epiderme foliar.

Wollemia nobilis, o pinheiro Wollemi, foi descoberto em 1994 no Parque Nacional Wollemi, ao norte de Sidney, na Austrália, pelo guarda-parque David Noble (daí o epíteto específico "*nobilis*"). Antes de 1994, *Wollemia* era conhecido apenas por fósseis que datam de até 150 milhões de anos atrás. Essa é uma das árvores mais raras do mundo, com cerca de 43 indivíduos adultos em duas populações distanciadas por 1,5 km. Algumas das árvores devem ter 500-1.000 anos de idade e apresentam casca incomum, que já foi descrita como "chocolate borbulhante".

Uma das maiores e mais longevas árvores dessa família é *Agathis australis*, comumente denominada Kauri. Uma árvore em particular do norte da Nova Zelândia tinha 51,5 m de altura e 13,8 m de circunferência no início de 2001. Estima-se que essa árvore tenha cerca de 2.000 anos de idade. Esse indivíduo é denominado Tane Mahuta pelos nativos Maoríes, o que significa "o deus da floresta".

Referências: Gilmore and Hill 1997; Page 1990e; Quinn et al. 2002; Setogouchi et al. 1998; Stefanovic et al. 1998; http://www.rbgsyd.gov.au/html/wollemi.html.

Taxaceae Bercht. & J. Presl
(Família do *Taxus*)

Árvores de tamanho moderado, arvoretas ou arbustos, em geral não resinosas ou levemente resinosas; odoríferas ou não. Lenho sem canais resiníferos. Folhas simples, persistentes por muitos anos, liberadas individualmente, espiraladas (opostas em algumas espécies), freqüentemente retorcidas e parecendo dísticas, *lineares, achatadas, inteiras, de ápice agudo,* com 0-1 canal resinífero. Plantas dióicas (raramente monóicas). Estróbilos microsporangiados com 6-14 microsporófilos; 2-9 microsporângios por microsporófilo, em arranjo radial ao redor do microsporófilo ou limitadas a sua superfície abaxial; pólen sem vesículas aeríferas. **Óvulos solitários** *e cones ausentes;* **sementes com testa dura, associadas com um arilo carnoso e geralmente colorido** (Prancha 8.2D); 2 cotilédones (ocasionalmente 1 ou 3) (Figura 8.27).

Distribuição e ecologia: principalmente no Hemisfério Norte, estendendo-se ao Sul até Guatemala e Java, com um gênero endêmico na Nova Caledônia. Taxaceae tende a crescer no fundo de vales, onde se acumula foliço.

Gêneros/espécies: 5/20. ***Principais gêneros:*** *Taxus* (10 spp.) e *Torreya* (4).

Importância econômica e produtos: *Taxus* é amplamente cultivado como planta ornamental e como essência florestal na América do Norte e na Europa. É uma das melhores madeiras de coníferas, hoje utilizadas em marcenaria de alta qualidade. *Torreya* apresenta menor importância como ornamental, mas sua madeira, suas sementes comestíveis e o óleo das suas sementes são apreciados na Ásia. *Taxus* contém taxol, um alcalóide altamente tóxico nas folhas, caules e sementes. A forte atividade antimitótica do taxol o torna um potencial agente quimioterápico no combate ao câncer.

Discussão: Taxaceae é única dentre as coníferas, pois suas sementes solitárias não estão associadas com escamas ovu-

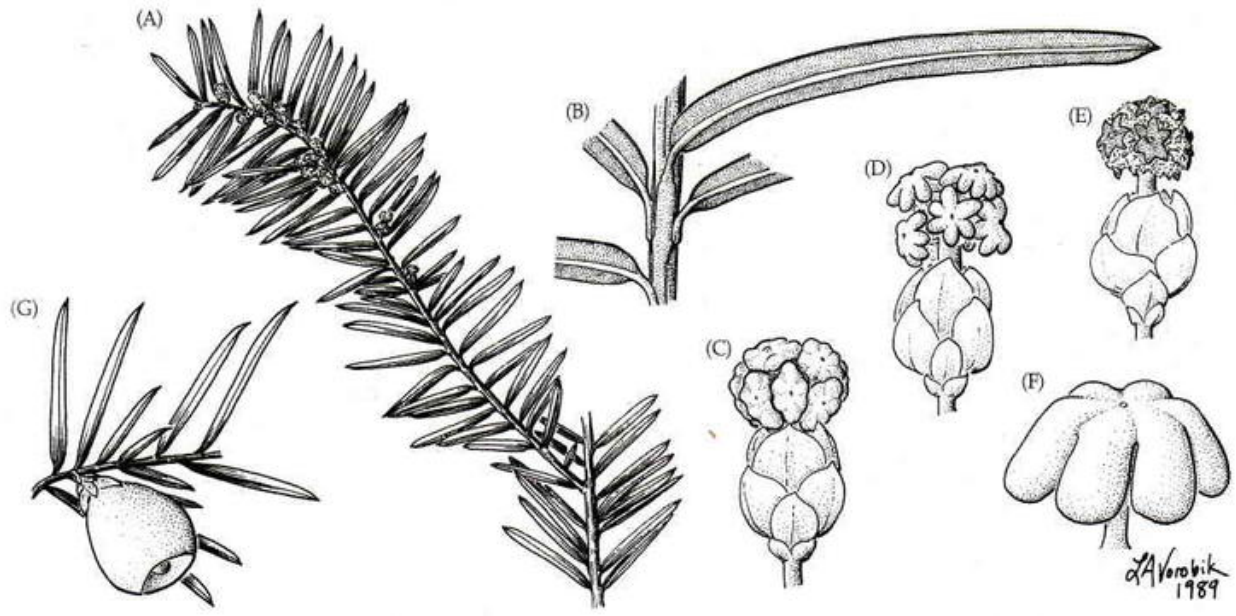


FIGURA 8.27 Taxaceae. *Taxus floridana*: (A) ramo com folhas e estróbilo microsporangiado no período de liberação do pólen (x 0,7); (B) detalhe da superfície abaxial da folha (x 3,3); (C-E) estróbilos microsporangiados durante e depois da liberação do pólen (x 6,5); (F) detalhe do microsporófilo (x 27); (G) ramo com óvulo arilado (x 2). (Fonte: Price 1990, *J. Arnold Arbor.* 71: pp. 69-91.)

líferas. A semente é rodeada por um arilo. Alguns sistematas retiraram Taxaceae das coníferas devido à ausência de cones. No entanto, caracteres embriológicos de anatomia da madeira, químicos e morfológicos da folha e do pólen situam essa família inequivocamente dentro das coníferas. Acredita-se que o cone tenha sido perdido e que a presença de semente solitária com arilo seja um caráter derivado.

Seqüências de DNA, caracteres morfológicos, anatômicos e tipos de alcalóides dividem a família em dois clados, um incluindo *Taxus, Austrotaxus* e *Pseudotaxus* e o outro compreendendo *Torreya* e *Amentotaxus*. A família é aparentemente muito próxima de Cephalotaxaceae e, na verdade, deve ser parafilética sem a inclusão desta última. Cephalotaxaceae é uma família asiática e monogenérica que apresenta óvulos aos pares associados com uma pequena excrescência considerada uma escama ovulífera reduzida. Em geral, uma ou duas sementes amadurecem e desenvolvem um envoltório suculento que é superficialmente semelhante, mas não homólogo, com o arilo de Taxaceae. As sementes solitárias, de formato drupóide de muitas Podocarpaceae, são superficialmente semelhantes às sementes de Taxaceae, mas caracteres de DNA sugerem que esse tipo de suculência evoluiu mais de uma vez dentro das coníferas (Stefanovic et al. 1998).

Referências: Cheng et al. 2000; Hils 1993; Li et al. 2001; Page 1990f; Price 1990; Quinn et al, 2002; Stefanovic et al. 1998.

Gnetales

Gnetales tem particular importância no contexto da evolução das plantas, pois apresenta caracteres tanto de gimnospermas (sementes não envolvidas em um ovário) quanto de angiospermas (elementos de vaso no lenho, estruturas reprodutivas superficialmente semelhantes a flores e dupla fertilização). Juntamente com as angiospermas, Gnetales às vezes são referidas como antófitas, devido à presença de estruturas semelhantes a flores (estróbilos compostos com pelo menos rudimentos de ambos, megasporângios e microsporângios). Análises moleculares recentes (Bowe et al. 2000; Chaw et al. 2000) não sustentam as antófitas como um clado e, ao contrário, conectam Gnetales com as coníferas. No entanto, alguns pesquisadores não descartam uma relação de parentesco entre Gnetales e angiospermas (Rydin et al. 2002; Doyle 2006). Gnetales apresenta diversas possíveis sinapomorfias: a presença de um envoltório de brácteas ao redor dos óvulos e microsporângios e uma projeção micropilar do tegumento que secreta gota de polinização. Gnetales consiste em três gêneros – *Gnetum, Welwitschia* e *Ephedra* – todos muito diferentes sob o ponto de vista morfológico. *Gnetum* contém cerca de 35 espécies principalmente tropicais de lianas dióicas (menos freqüentemente árvores ou arbustos) com folhas opostas, simples e largas e sementes envolvidas em sarcotesta carnosa e colorida (ver Figura 7.13G-I). Hoje existe apenas uma espécie de *Welwitschia* (Welwitschiaceae), uma curiosa planta da Namíbia. O caule curto e maciço produz duas enormes folhas em forma de fitas (ver Figura 7.13F) que se rasgam nos extremos, mas continuam crescendo na região basal durante toda a vida do indivíduo (até 2.000 anos). *Ephedra* (Ephedraceae) é descrito a seguir.

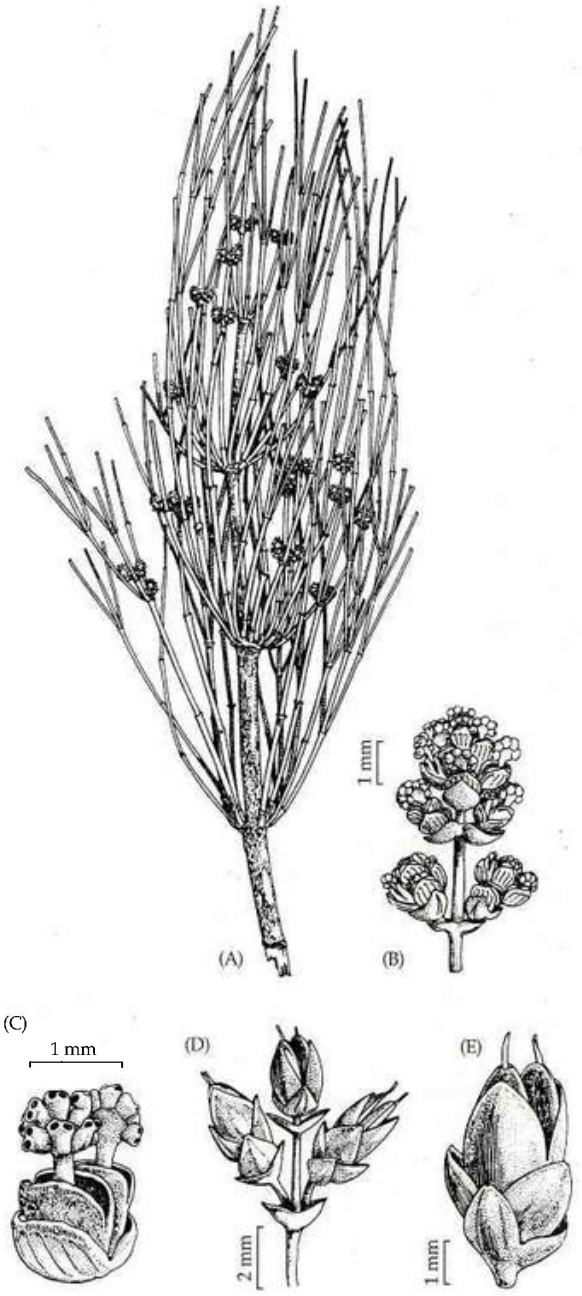


FIGURA 8.28 Ephedraceae. *Ephedra distachya*: (A) ramo de indivíduo microsporangiado; (B) estróbilo microsporangiado; (C) unidade reprodutiva microsporangiada; (D) estróbilo ovulífero; (E) unidade reprodutiva ovulífera. (Fonte: *Flora Ibérica* 1986.)

Referências adicionais: Kubitzki 1990; Price 1996; Dilcher et al. 2005

Ephedraceae Dumort
(Família da *Ephedra*)

Arbustos, com menos freqüência lianas apoiantes e raramente arvoretas; com freqüência rizomatosos. Lenho com ele-

mentos de vaso. *Ramos numerosos e verticilados ou agrupados, longitudinalmente sulcados; em geral verdes e fotossintéticos.* Folhas opostas ou verticiladas, **escamiformes, basalmente fusionadas em uma bainha, com freqüência decíduas logo após o completo desenvolvimento;** canais resiníferos ausentes. Plantas principalmente dióicas. Estróbilos poliníferos em verticilos de 1-10, cada um consistindo em 2-8 séries de brácteas opostas ou verticiladas, cada bráctea apical subtendendo um pedúnculo com 2-10 (-15) microsporângios. Pólen sulcado, sem vesículas aeríferas. Estróbilos ovulíferos consistindo em 2-10 séries de brácteas opostas ou verticiladas, as mais apicais subtendendo um par de brácteas fusionadas que envolvem um óvulo. Sementes 1-2 (-3) por estróbilo, amarelas a marrom-escuras; 2 cotilédones (Figura 8.28).

Distribuição e ecologia: regiões temperadas de todo o mundo, exceto a Austrália. *Ephedra* é uma das poucas gimnospermas adaptadas a regiões extremamente áridas; com freqüência crescendo em áreas secas e ensolaradas, tais como estepes ou desertos e podem ocorrer até 4.000 m de altura nos Andes e no Himalaia.

Gêneros/espécies: 1(*Ephedra*)/cerca de 60.

Importância econômica e produtos: *Ephedra* tem sido largamente utilizado com propósitos medicinais, como, por exemplo, para combater a tosse e problemas circulatórios. Sua utilização principal hoje é para a extração do alcalóide efedrina, um vasoconstritor.

Discussão: o caule fotossintético e as folhas reduzidas fazem com que estas plantas lembrem superficialmente as Equisetaceae. A polinização é efetuada pelo vento e, menos freqüentemente, por insetos atraídos pelo néctar produzido pelos estróbilos ovulíferos. Em algumas espécies, a dispersão pode ser efetuada pelo vento e é promovida pela presença de asas carenadas nas brácteas do estróbilo ovulífero. Em outras espécies, a dispersão é efetuada por aves atraídas pelas brácteas carnosas, suculentas e coloridas dos estróbilos ovulíferos. O gênero aparentemente evoluiu no Velho Mundo.

Referências: Ickert-Bond and Wojciechowski 2004; Kub-itzki 1990; Price 1996; Stevenson 1993.

BIBLIOGRAFIA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

Itens indicados com asterisco são especialmente recomendados aos leitores interessados em obter informações adicionais sobre os tópicos discutidos neste capítulo.

Adams, R. P. 1993. *Juniperus*. In *Flora of North America*, vol. 2, 414-420.

Axsmith, B. J., T. N. Taylor and E. L. Taylor. 1998. Anatomically preserved leaves of the conifer *Notophytum krauselii* (Podo-carpaceae) from the Triassic of Antarctica. *Am. J. Bot.* 85: 704-713.

Alston, A. H. G. 1932. Selaginellaceae. In *The pteridophyta of Madagascar* by C. Christiansen. *Dansk. Bot. Ark. 7:* 193-200.

Barrington, D. S., C. H. Haufler and C. R. Werth. 1989. Hybridization, reticulation, and species concepts in the ferns. *Am. Fern J. 79:* 55-64.

*Beck, C. B. (ed.). 1988. *Origin and evolution of gymnosperms*. Columbia University Press, New York.

Billington, C. 1952. Ferns of Madagascar. *Bull. Cranbrook Inst. Sci.* 32: 114.

Bowe, L. M., G. Coat and C. W. dePamphilis. 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are conifers. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 97:* 4092-4097.

Brownlie, G. 1977. *The pteridophyte flora of Fiji*. J. Cramer, Vaduz.

Brunsfeld, S. J., P. S. Soltis, D. E. Soltis, P. A. Gadek, C. J. Quinn, D. D. Strenge and T. A. Ranker. 1994. Phylogenetic relationships among the genera of Taxodiaceae and Cupressaceae: Evidence from *rbcL* sequences. *Syst. Bot. 19:* 253-262.

Burleigh, J. G. and S. Mathews. 2004. Phylogenetic signal in nudeotide data from seed plants: Implications for resolving the seed plant tree of life. *Am. J. Bot.* 91: 1599-1613.

Chaw, S.-M., C. L. Parkinson, Y. Cheng, T. M. Vincent and J. D. Palmer. 2000. Seed plant phylogeny inferred from all three genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 97:* 4086-4091.

Cheng, Y. C., R. G. Nicholson, K. Tripp and S. M. Chaw. 2000. Phylogeny of Taxaceae and Cephalotaxaceae genera inferred from chloroplast *matK* gene and nuclear DNA ITS region. *Mol. Phyl. Evol.* 14: 353-365.

Conant, D. S., L. A. Raubeson, D. K. Attwood and D. B. Stein. 1995. The relationships of Papuasian Cyatheaceae to New World tree ferns. *Am. Fern J.* 85: 328-340.

Conant, D. S. and D. B. Stein. 2001. Phylogenetic and geographic relationships of the tree ferns (Cyatheaceae) on Mount Kinabalu. *Sabah Parks Nature Journal* 4: 25-43.

Conran, J. G., G. M. Wood, P. G. Martin, J. M. Dowd, C. J. Quinn, P. A. Gadek and R. A. Price. 2000. Generic relationships within and between the gymnosperm families Podocarpaceae and Phyllocladaceae based on an analysis of the chloroplast gene *rbcL*. *Aust. J. Bot.* 48: 715-724.

Cox, P. A., S. A. Banack, S. J. Murch, U. Rasmussen, G. Tien, R. R. Bidigare, J. S. Metcalf, L. F. Morrison, G. A. Codd and B. Bergman. 2005. Diverse taxa of cyanobacteria produce (β-*N*-methylamino-L-alanine, a neurotoxic amino acid. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 102: 5074-5078.

Crane, P. R. 1988. Major clades and relationships in the higher gymnosperms. In *Origins and evolution of gymnosperms*, C. B. Beck. (ed.), 218-272. Columbia University Press, New York.

Cranfill, R. B. 1993. Blechnaceae. In *Flora of North America*, vol. 2, 223, 226-227.

Des Marais, D. L., A. R. Smith, D. M. Britton and K. M. Pryer. 2003. Phylogenetic relationships and evolution of extant horsetails *(Equisetum)* based on chloroplast DNA sequence data *(rbcL* and *tmL-F)*. *Int. J. Plant Sci.* 164: 737-751.

Dilcher, D. L., M. E. Bernardes de Oliveira, D. Pons and T. A. Lott. 2005. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. *Am. J. Bot.* 92: 1294-1310.

*DiMichele, W. A. and J. E. Skog. 1992. The Lycopsida: A symposium. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 447-449.

Donoghue, M. J. 1994. Progress and prospects in reconstructing plant phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 405-418.

Doyle, J. A. 1998. Phylogeny of vascular plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst. 29:* 567-599.

Doyle, J. A. 2006. Seed ferns and the origin of angiosperms. *J. Torrey Bot. Club* 133: 169-209.

Doyle, J. A., M. J. Donoghue and E. A. Zimmer. 1994. Integration of morphological and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 419-450.

Eckenwalder, J. E. 1976. Reevaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae: A proposed merger. *Madrono* 23: 237-256.

Farjon, A. 1990. *Pinaceae: Drawings and descriptions of the genera Abies, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Nothotsuga, Tsuga, Cathaya, Pseudotsuga, Larix, and Picea*. Koeltz Scientific Books, Konigstein, Germany.

Farjon, A. 2005a. *A bibliography of Conifers,* 2nd ed. Royal Botanic Gardens, Kew.

Farjon, A. 2005b. *A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys.* Royal Botanic Gardens, Kew.

Farjon, A. 2005c. *Pinaceae, Drawings and Descriptions of the Genus Pinus,* 2nd ed. E. J. Brill, Leiden.

Farjon, A. and B. T. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). Monograph 75, *Flora Neotropica.* The New York Botanical Garden, New York.

Flora Ibérica. 1986. Jardín Botánico Real, Madrid.

*†Flora of North America Editorial Committee. 1993. *Flora of North America,* vol. 2, *Pteridophytes and gymnosperms.* Oxford University Press, New York.

Flora Tsinlingensis. 1974. Pteriodophyta. Academia Sinica, Beijing.

Friis, E. M., W. G. Falconer and P. R. Crane. 1987. *The origins of angiosperms and their biological consequences.* Cambridge University Press, Cambridge.

Gadek, P. A., D. L. Alpers, M. M. Helsewood and C. J. Quinn. 2000. Relationships within Cupressaceae *sensu lato:* A combined morphological and molecular approach. *Am. J. Bot.* 87:1044-1057.

Gernandt, D. S., G. G. López, S. O. Garcia and A. Liston. 2005. Phylogeny and classification of *Pinus. Taxon* 54: 29-42.

*Gifford, E. M. and A. S. Foster. 1988. *Morphology and evolution of vascular plants,* 3rd ed. W. H. Freeman, New York.

Gilmore, S. and K. D. Hill. 1997. Relationships of Wollemi Pine *(Wollemia nobilis)* and a molecular phylogeny of the Araucariaceae. *Telopea 7:* 275-291.

Goremykin, V., V. Bobrova, J. Pahnke, A. Troitsky, A. Antonov and W. Martin. 1996. Noncoding sequences from the slowly evolving chloroplast inverted repeat in addition to *rbcL* data do not support gnetalean affinities of angiosperms. *Mol. Biol. Evol.* 13: 383-396.

Haider, K. 1954. Zur Morphologie und Physiologie der Sporangien leptosporangiater Farne. *Planta* 44: 370-411.

Hart, J. A. 1987. A cladistic analysis of conifers: Preliminary results. *J. Arnold Arbor.* 68: 269-307.

Hart, J. A. and R. A. Price. 1990. The genera of Cupressaceae (including Taxodiaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 71: 275-322.

*Hasebe, M., T. Omori, N. Nakazawa, T. Sano, M. Kato and K. Iwatsuki. 1994. *rbcL* gene sequences provide evidence for the evolutionary lineages of leptosporangiate ferns. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA* 91: 7530-7534.

Hasebe, M., P. G. Wolf, K. M. Pryer, K. Ueda, M. Ito, R. Sano, G. J. Gastony, J. Yokoyama, J. R. Manhart, N. Murakami, E. H. Crane, C. H. Haufler and W. D. Hauk. 1995. Fern phylogeny based on *rbcL* nucleotide sequences. Am. *Fern J.* 85: 134.

Haufler, C. H., M. D. Windham, F. A. Lang and S. A. Whitmore. 1993. *Polypodium.* In *Flora of North America,* vol. 2, 315-323.

Hauk, W. D., C. R. Parks and M. W. Chase. 2003. Phylogenetic studies of Ophioglossaceae: Evidence from *rbcL* and *trnL-F* plastid DNA sequences and morphology. *Mol. Phyl. Evol.* 28:131-151.

Hauke, R. L. 1990. Equisetaceae. In *Families and genera of vascular plants,* vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 46-48.

Hauke, R. L. 1993. Equisetaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 76-84.

Hemsen, E. J., T. N. Taylor, E. L. Taylor and D. W. Stevenson. 2006. Cataphylls of the Middle Triassic cycad *Antarcticycas schopfii* and new insights into cycad evolution. *Am. J. Bot.* 93: 724-738.

Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki and J.-Y. Dubuisson. 2006. New insights into the phylogeny of the genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae): Revisiting the polyphyly of *Mecodium. Syst. Bot.* 31:271-284.

Hewitson, W. 1962. Comparative morphology of Osmundaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 49: 57-93.

Hill, K. D., M. W. Chase, D. W. Stevenson, H. G. Hills and B. Schutzman. 2003. Families and genera of cycads: A molecular phylogenetic analysis of Cycadophyta based on nuclear and plastid DNA sequences. *Int. J. Plant Sci.* 164: 933-948.

Hils, M. H. 1993. Taxaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 423-427.

Holtrum, R. E. 1963. *Flora Malesiana II,* vol. 1, *Pteridophyta: Morphology, key, Gleicheniaceae, Schizaeaceae.* 1-61.

Ickert-Bond, S. M. and M. F. Wojciechowski. 2004. Phylogenetic relationhships in *Ephedra* (Gnetales): Evidence from nuclear and chloroplast DNA sequences. *Syst. Bot.* 29: 834-849.

Jermy, A. C. 1990a. Isoetaceae. In *Families and genera of vascular plants,* vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 26-31.

Jermy, A. C. 1990b. Selaginellaceae. In *Families and genera of vascular plants,* vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 39-45.

Johnson, D. M. 1993a. Marsileaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 331-335.

Johnson, D. M. 1993b. *Matteuccia; Onoclea.* In *Flora of North America,* vol. 2, 249-251.

Johnson, L. A. S. and K. L. Wilson. 1990. Cycadales. In *Families and genera of vascular plants,* vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 363-377. Springer-Verlag, Berlin.

Jones, D. L. 1993. *Cycads of the world.* Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Kelch, D. G. 1997. The phylogeny of Podocarpaceae based on morphological evidence. *Syst. Bot.* 22: 113-131.

Kelch, D. G. 1998. Phylogeny of Podocarpaceae: Comparison of evidence from morphology and 18S rDNA. *Am. J. Bot.* 85: 986-996.

Kenrick, P. 2000. The relationships of vascular plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 355: 847-855.

Kenrick, P. and P. R. Crane. 1997. *The origin and early diversification of land plants. A cladistic study.* Smithsonian Institution Press, Washington.

Knobloch, I. W. and D. S. Correll. 1962. *Ferns and fern allies of Chihuahua, Mexico.* Renner, TX.

Korall P. and P. Kenrick. 2002. Phylogenetic relationships in Selaginellaceae based on *rbcL* sequences. *Am. J. Bot.* 89: 506-517.

Korall, P., K. M. Pryer, J. S. Metzgar, H. Schneider and D. S. Conant. 2006. Tree ferns: Monophyletic groups and their relationships as revealed by four protein-coding plastid loci. *Mol. Phyl. Evol.* 39: 830-845.

Kramer, K. U. 1990a. Cyatheaceae. In *Families and genera of vascular plants,* vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 69-74.

Kramer, K. U. 1990b. Marsileaceae. In *Families and genera of vascular plants,* vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 180-183.

Kramer, K. U. 1990c. Osmundaceae. In *Families and genera of vascular plants, vol. 1,* K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 197-200.

Kramer, K. U. 1990d. Psilotaceae. In *Families and genera of vascular plants,* vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 22-25.

*§Kramer, K. U. and P. S. Green (volume eds.). 1990. *Pteridophytes and gymnosperms.* Vol. 1 in *Families and genera of vascular plants,* K. Kubitzki (ed.). Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. 1990. Gnetatae. In *Families and genera of vascular plants,* vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 378-391.

Kusumi, J., Y. Tsumura, H. Yoshimaru and H. Tachida. 2000. Phylogenetic relationships in Taxodiaceae sensu stricto based on *matK* gene, *chlL* gene, *trnL-trnF* IGS region, and *trnL* intron sequences. *Am. J. Bot.* 87: 1480-1488.

Landry, G. P. 1993. Zamiaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 347-349.

*Lellinger, D. B. 1985. A *field manual of the ferns & femallies of the United States & Canada.* Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Li, J., C. C. Davis and M. J. Donoghue. 2001. Phylogeny and biogeography of *Taxus* (Taxaceae) inferred from sequences of the internal transcribed spacer region of nuclear ribosomal DNA. *Harvard Papers Bot.* 6: 267-274.

Li, J. and Q. Xiang. 2005. Phylogeny and biogeography of *Thuja* L. (Cupressaceae), an eastern Asian and North American disjunct genus. *J. Integ. Pl. Biol.* 47: 651-659.

Little, D. P, A. E. Schwarzbach, R. P. Adams and C.-F. Hsieh. 2004. The circumscription and phylogenetic relationships of *Callitropsis* and the newly described genus *Xanthcyparis* (Cupressaceae). *Am. J. Bot.* 91: 1872-1881.

Little, D. P. 2006. Evolution and circumscription of the trae cypresses (Cupressaceae: *Cupressus). Syst. Bot.* 31: 461-480.

†Os artigos desta flora são citados ao longo desta bibliografia. Estão listados por autor e citados como *Flora of North America, vol.* 2, com os números de páginas correspondentes.

§Artigos desta referência são citados ao longo desta bibliografia. Estão listados por autor e citados como *"Families and genera of vascular plants,* vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (editores), com os números de páginas correspondentes.

Lloyd, R. M. 1993 Parkeriaceae. In *Flora of North America*, vol. 2,119-121.

Lupia, R., H. Schneider, G. M. Moeser, K. M. Pryer and P. R. Grane. 2000. Marsileaceae sporocarps and spores from the late Cretaceous of Georgia, U.S.A. *Int. J. Plant Sci.* 161: 975-988.

Madalski, J. 1954. *Atlas flory Polskiej i ziem osciennych 1*. Panstowowe Wydawnictwo Naukowe, Warsaw.

Manhart, J. R. 1995. Chloroplast 16S rDNA sequences and phylogenetic relationships of fern allies and ferns. *Am. Fern J.* 85: 182-192.

Mishler, B. D., L. A. Lewis, M. A. Buchheim, K. S. Renzaglia, D. J. Garbary, C. F. Delwiche, F. W. Zechman, T. S. Kantz and R. L. Chapman. 1994. Phylogenetic relationships of the "green algae" and "bryophytes." *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 451-483.

Munoz Pizarro, C. 1959. *Sinopsis de la Flora Chilena*. Universidad de Chile, Santiago.

Nauman, C. E. and A. M. Evans 1993. *Dennstaedtia*. In *Flora of North America*, vol. 2, 199-201.

Nickrent, D. L., C. L. Parkinson, J. D. Palmer and R. J. Duff. 2000. Multigene phylogeny of land plants with special reference to bryophytes and the earliest land plants. *Mol. Biol. Evol.* 17: 1885-1895.

*Nimsch, H. 1995. *A reference guide to the gymnosperms of the world*. Koeltz Scientific Books, Champaign, IL.

Nixon, K. C., W. L. Crepet, D. Stevenson and E. M. Friis. 1994. A reevaluation of seed plant phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 484-553.

Norstog, K. J. and P. K. S. Fawcett. 1989. Insect-cycad symbiosis and its relations to the pollination of *Zamia fufuracea* (Zamiaceae) by *Rhopalotria mollis* (Curculionidae). *Am. J. Bot.* 76: 1380-1394.

*Norstog, K. J. and T. J. Nichols. 1997. *The biology of cycads*. Cornell University Press, Ithaca, NY.

Ollgaard, B. 1990. Lycopodiaceae. In *Families and genera of vascular plants*, vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 31-39.

Ollgaard, B. 1992. Neotropical Lycopodiaceae: An overview. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 687-717.

Page, C. N. 1990a. Cupressaceae. In *Families and genera of vascular plants*, vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 302-318.

Page, C. N. 1990b. Ginkgoaceae. In *Families and genera of vascular plants*, vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 284-289.

Page, C. N. 1990c. Pinaceae. In *Families and genera of vascular plants*, vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 319-331.

Page, C. N. 1990d. Podocarpaceae. In *Families and genera of vascular plants*, vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 332-346.

Page, C. N. 1990e. Araucariaceae. In *Families and genera of vascular plants*, vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 294-299.

Page, C. N. 1990f. Taxaceae. In *Families and genera of vascular plants*, vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 348-353.

Page, C. N. 1990g. Taxodiaceae. *In Families and genera of vascular plants*, vol. 1, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 353-361.

Paris, C. A. 1993. *Adiantum*. In *Flora of North America*, vol. 2,125-130.

Pérez Arbeláez, E. 1928. Die natürlich Gruppe der Davalliaceen (Sm.). Kaulf. *Bot. Abh. Goebel* 14: 1-96.

Phipps, C. J., T. N. Taylor, E. L. Taylor, N. R. Cuneo, L. D. Boucher and X. Yao. 1998. *Osmunda* (Osmundaceae) from the Triassic of Antarctica: An example of evolutionary stasis. *Am. J. Bot.* 85: 888-895.

*Price, R. A. 1989. The genera of Pinaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 70: 247-305.

*Price, R. A. 1990. The genera of Taxaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 71: 69-91.

*Price, R. A. 1996. Systematics of Gnetales: A review of morphological and molecular evidence. *Intl. J. Plant Sci.* 157: S40-S49.

Price, R. A. and J. M. Lowenstein. 1989. An immunological comparison of the Sciadopytiaceae, Taxodiaceae, and Cupressaceae. *Syst. Bot.* 14: 141-149.

Price, R. A., J. Olsen-Stojkovich and J. M. Lowenstein. 1987. Relationships among the genera of Pinaceae: An immunological comparison. *Syst. Bot.* 12: 91-97.

Pryer, K. M. 1999. Phylogeny of marsileaceous ferns and relationships of the fossil *Hydropteris pinnata* reconsidered. *Int. J. Plant Sci.* 160: 931-954.

Pryer, K. M., H. Schneider, A. R. Smith, R. Cranfill, P. G. Wolf, J. S. Hunt and S. D. Sipes. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622.

*Pryer, K. M., E. Schuettpelz, P. G. Wolf, H. Schneider, A. R. Smith and R. Cranfill. 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on early leptosporangiate divergences. *Am. J. Bot.* 91: 1582-1598.

Pryer, K. M., A. R. Smith and J. E. Skog. 1995. Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and *rbcL* sequences. *Am. Fern J.* 85: 203-282.

Quinn, C. J., R. A. Price and P. A. Gadek. 2002. Familial concepts and relationships in the conifers based on *rbcL* and *matK* sequence comparisons. *Kew Bull.* 57: 513-531.

Rai, H. S., H. E. O'Brien, P. A Reeves, R. G. Olmstead and S. W. Graham. 2003. Inference of higher-order relationships in the cycads from a large chloroplast data set. *Mol. Phyl. Evol.* 29: 350-359.

Richardson, D. M. (ed.). 1998. *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.

Renzaglia, K. S., R. J. Duff, D. L. Nickrent and D. J. Garbary. 2000. Vegetative and reproductive innovations of early land plants: Implications for a unified phylogeny. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 355: 769-793.

Renzaglia, K. S., T. H. Johnson, H. D. Gates and D. P. Whittier. 2001. Architecture of the sperm cell of *Psilotum*. *Am. J. Bot.* 88: 1151-1163.

Rothwell, G. W. 1999. Fossils and ferns in the resolution of land plant phylogeny. *Bot. Rev.* 65:188-218.

Rothwell, G. W. and K. C. Nixon. 2006. How does the inclusion of fossil data change our conclusions about the phylogenetic history of euphyllophytes? *Int. J. Plant Sci.* 167: 737-749.

Rydin, C., M. Kallersjo and E. M. Friis. 2002. Seed plant relationships and the systematic position of Gnetales based on nuclear and chloroplast DNA: Conflicting data, rooting problems, and the monophyly of conifers. *Int. J. Plant Sci.* 163: 197-214.

Schneider, H., A. R. Smith, T. J. Hildebrand, C. H. Hauffler and T. A. Ranker. 2004. Unraveling the phylogeny of the polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): Exploring aspects of the diversification of epiphytic plants. *Mol. Phyl. Evol.* 31: 1041-1063.

Serbet, R. and G. W. Rothwell. 1999. *Osmunda cinnamomea* (Osmundaceae) in the Upper Cretaceous of western North America: additional evidence for exceptional species longevity in filicalean ferns. *Int. J. Plant Sci.* 160: 425-433.

Setogouchi, H. T. A. Osawa, J.-C. Pintaud, T. Jaffre and J.-M.Veülon. 1998. Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on *rbcL* gene sequences. *Am. J. Bot.* 85: 1507-1516.

Singer, S. R. 1997. Plant life cycles and angiosperm development. In *Embryology: Constructing the organism*, S. F. Gilbert and A. M. Raunio (eds.), 493-514. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Singh, H. 1978. *Embryology of gymnosperms*. Gebruder Borntraeger, Berlin.

Smith, A. R. 1993a. Thleypteridaceae. In *Flora of North America*, vol. 2, 206-222.

Smith, A. R. 1993b. Polypodiaceae. In *Flora of North America*, vol. 2, 312-313.

Smith, A. R. 1995. Non-molecular phylogenetic hypotheses for ferns. *Am. Fern J.* 85: 104-122.

Smith, A. R. and R. B. Cranfill. 2002. Intrafamilial relationships of the thelypteroid ferns (Thelypteridaceae). *Am. Fern J.* 92: 131-149.

*Smith, A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider and P. G. Wolf. 2006. A classification of extant ferns. *Taxon* 555: 705-731.

Soltis, D. E. and P. S. Soltis. 1988. Are lycopods with high chromosome numbers ancient polyploids? *Am. J. Bot. 75:* 238-247.

Soltis, D. E., P. S. Soltis and M. J. Zanis. 2002. Phylogeny of seed plants based on evi-dence from eight genes. *Am. J. Bot.* 89: 1670-1681.

*Sporne, K. R. 1970. *The morphology of pteridophytes*, 3rd ed. Hutchinson University Library, London.

*Sporne, K. R. 1974. *The morphology of gymnosperms*, 2nd ed. Hutchinson University Library, London.

Stefanovic, S., M. Jager, J. Deutsch, J. Broutin and M. Masselot. 1998. Phylogenetic relationships of conifers inferred from partial 28S rRNA gene sequences. *Am. J. Bot.* 85: 688-697.

Stein, D. B., D. S. Conant, M. E. Ahearn, E. T. Jordan, S. A. Kirch, M. Hasebe, K. Iwatsuki, M. K. Tan and J. A. Thomson. 1992. Structural rearrangements of the chloroplast genome provide an important phylogenetic link in ferns. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA 89:* 1856-1860.

*Stevenson, D. W. (ed.). 1990. *The biology, structure, and systematics of the Cycadales.* Memoirs of the New York Botanical Garden, Bronx, NY

Stevenson, D. W. 1991. The Zamiaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.*, Suppl. Series 1: 367-384.

Stevenson, D. W. 1992. A formal classification of the extant cycads. *Brittonia* 44: 220-223.

Stevenson, D. W. 1993. Ephedraceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 428-434.

Stewart, W. N. and G. W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants,* 2nd ed. Cambridge University Press, Cam-bridge.

Syring, J., A. Willyard, R. Cronn and A. Liston. 2005. Evolutionary relationships among *Pinus* (Pinaceae) subsections inferred from multiple low-copy nuclear loci. *Am. J. Bot.* 92: 2086-2100.

Taylor, T. N. and E. L. Taylor. 1993. *The biology and evolution of fossil plants.* Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.

Taylor, W. C. 1984. *Arkansas ferns and fern allies.* Milwaukee, WI.

Taylor, W. C., N. T. Luebke, D. M. Britton, R. J. Hickey and D. F. Brunton. 1993. Isoetaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 64-75.

Thieret, J. W. 1993a. Pinaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 352-398.

Thieret, J. W. 1993b. Psilotaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 16-17.

Tomlinson, P. B. 1992. Aspects of cone morphology and development in Podocarpaceae (Coniferales). *Int. J. Plant Sci.* 153: 572-588.

Tryon, A. F. and R. C. Moran. 1997. *The ferns and fern allies of New England.* Massachusetts Audubon Society, Lincoln, MA.

*Tryon, R. M. and A. F. Tryon. 1982. *Ferns and allied plants.* Springer-Verlag, New York.

Tsumura, Y, K. Yoshimura, N. Tomaru and K. Ohba. 1995. Molecular phylogeny of conifers using RFLP analysis of PCR-amplified specific chloroplast genes. *Theor. Appl. Genet.* 94: 1222-1236.

Valdespino, I. A. 1993. Selaginellaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 39-63.

Vangerow, S., T. Teerkorn and V. Knoop. 1999. Phylogenetic information in the mitochondrial *nad5* gene of pteridophytes: RNA editing and intron sequences. *Plant Biol. 1:* 235-243.

Wagner, D. H. 1993. *Poylstichum.* In *Flora of North America,* vol. 2, 290-299.

Wagner, W. H., Jr. 1990. Ophioglossaceae. In *Families and genera of vascular plants,* vol. I, K. U. Kramer and P. S. Green (volume eds.), 193-197.

Wagner, W. H., Jr. and J. M. Beitel. 1992. Generic classification of modern North American Lycopodiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard. 79:* 676-686.

Wagner, W. H., Jr. and J. M. Beitel. 1993. Lycopodiaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 18-37.

Wagner, W. H., Jr. and A. R. Smith. 1993. Pteridophytes. In *Flora of North America,* vol. 2, 247-266.

Wagner, W. H., Jr. and F. S. Wagner 1993. Ophioglossaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 85-109.

Wagner, W. H., Jr. R. C. Moran and C. R. Werth. 1993. Aspleniaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 228-245.

Wang, X.-Q., D. C. Tank and T. Sang. 2000. Phylogeny and divergence times in Pinaceae: Evidence from three genomes. *Mol. Phyl. Evol.* 17: 773-781.

Watson, F. D. and J. E. Eckenwalder. 1993. Cupressaceae. In *Flora of North America,* vol. I, 399-422.

Webster, T. R. 1992. Developmental problems in *Selaginella* (Selaginellaceae) in an evolutionary context. *Ann. Missouri Bot. Gard. 79:* 632-647.

Wegst, U. G. K. 2006. Wood for sound. *Am. J. Bot.* 93: 1429-1448.

Whetstone, R. D. 1993. Ginkgoaceae. In *Flora of North America,* vol. 2, 350-351.

Whetstone, R. D. and T. A. Atkinson. 1993. Osmundaceae. In *Flora of North America,* vol. 2,107-109.

Wikström, N. 1999. *Evolution of Lycopodiaceae (Lycopsida): Relationships and patterns of diversification.* Akademitryck, Edsbruk, Sweden.

Wikström, N. and P. Kenrick. 1997. Phylogeny of Lycopodiaceae (Lycopsida) and the relationships of *Phylloglossum drummondii* Kunze based on *rbcL* sequences. *Int. J. Plant Sci.* 156: 862-871.

Wikström, N. and P. Kenrick. 2000. Relationships of *Lycopodium* and *Lycopodiella* based on combined plastid *rbcL* gene and *trnL* intron sequence data. *Syst. Bot. 25:* 495-510.

Wikström, N. and P. Kenrick. 2001. Evolution of Lycopodiaceae (Lycopsida): Estimating divergence times from *rbcL* gene sequences by use of nonparametric rate smoothing. *Mol. Phyl. Evol.* 19: 177-186.

Windham, M. D. 1993. Pteridaceae. In *Flora of North America,* vol. 2,122-124.

Wolf, P. G. 1997. Evaluation of *atpB* nucleotide sequences for phylogenetic studies of ferns and other pteridophytes. *Am. J. Bot.* 84: 1429-1440.

Wolf, P. G., K. M. Pryer, A. R. Smith and M. Hasebe. 1998. Phylogenetic studies of extant pteridophytes. In *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing,* D. E. Soltis, P. S. Soltis and J. J. Doyle (eds.), 541-556. Kluwer Academic Publishers, Boston.

Wolf, P. G., S. D. Sipes, M. R. White, M. L. Martines, K. M. Pryer, A. R. Smith and K. Ueda. 1999. Phylogenetic relationships of the enigmatic fern families Hymenophyllopsidaceae and Lophosoriaceae: evidence from *rbcL* nucleotide sequences. *Plant Syst. Evol.* 219: 263-270.

Zhou, Z. and S. Zheng. 2003. The missing link in *Ginkgo* evolution. *Nature* 423: 821-822.

9

Relações Filogenéticas das Angiospermas

As **angiospermas**, ou plantas com flores, constituem o grupo de plantas dominantes no ambiente terrestre. A monofilia desse agrupamento é fortemente sustentada, como foi discutido no Capítulo 7, e as angiospermas são possivelmente o grupo-irmão de um grupo contendo todas as demais plantas com sementes atuais (Bowe et al. 2000; Burleigh e Mathews 2004; Chaw et al. 1997; Soltis et al. 2002, 2005). As angiospermas apresentam um registro fóssil antigo que remonta ao Cretáceo Inferior (cerca de 135 milhões de anos atrás), sendo que este registro fóssil aumenta sua importância à medida que avançamos no Cretáceo (Beck 1976; Crane et al. 1995). O grupo pode ter se originado durante o Jurássico, há mais de 140 milhões de anos, mas a linhagem que deu origem às angiospermas pode ter se separado do resto das plantas com sementes o dobro desse tempo.

A maior parte das espécies de angiospermas se enquadra em dois grandes grupos: as **monocotiledôneas** (plantas com um único cotilédone e grãos de pólen geralmente monossulcados) ou as **eudicotiledôneas** (plantas com dois cotilédones e grãos de pólen predominantemente tricolpados ou tipos derivados deste). A monofilia das monocotiledôneas é sustentada por muitas sinapomorfias, incluindo folhas com nervação paralela, flores trímeras (com dois verticilos periânticos, dois verticilos de estames e um único verticilo de carpelos), embriões com um único cotilédone, plastídios das células crivadas com muitos cristais protéicos cuneados, caules com feixes vasculares esparsos e sistema radicular do tipo adventício (contudo, muitos desses caracteres são homoplásicos; ver página 249). A monofilia das monocotiledôneas também é sustentada por seqüências de DNA nuclear e de cloroplasto (Bharatham e Zimmer 1995; Chase 2004; Chase et al. 1993, 1995a, 2000, 2006; Graham et al. 2006; Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; Qiu et al. 2005; Soltis et al. 1997, 1998, 2000, 2005). As eudicotiledôneas ou tricolpadas são também monofiléticas e, dentre as sinapomorfias que as sustentam, encontramos pólen tricolpado (ou modificações a partir desse tipo básico) e seqüências de DNA nuclear, mitocondrial e de cloroplasto (Chase et al. 1993; Donoghue e Doyle 1989; Doyle et al. 1994; Hilu et al. 2003; Hoot et al. 1999; Källersjö et al. 1998; Qiu et al. 2005; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 1997, 2000, 2005; Zanis et al. 2003).

Caracteres de DNA nuclear, mitocondrial e de cloroplasto, bem como caracteres morfológicos, indicam que os clados das monocotiledôneas e eudicotiledôneas derivam de membros morfologicamente díspares de um grupo parafilético de famílias (Chase et al. 1993; Doyle 1996, 1998; Doyle et al. 1994; Donoghue e Doyle 1989; Graham e Olmstead 2000; Hilu et al. 2003; Mathews & Donoghue 1999; Qiu et al. 2005; Savolainen et al. 2000a; Soltis e Soltis 2004; Soltis et al. 2000, 2005; Zanis et al. 2003; Zimmer et al. 2000). Embora integrantes deste último grupo partilhem alguns caracteres com as eudicotiledôneas – tais como dois cotilédones, presença de uma radícula persistente, caules com feixes vasculares dispostos em anéis, crescimento secundário e folhas com nervação reticulada – sendo então, tecnicamente, "dicotiledôneas"–, os caracteres partilhados são plesiomórficos dentro das angiospermas; ou seja, são caracteres que evoluíram cedo na história das traqueófitas.

Felizmente, as relações entre as angiospermas não-monocotiledôneas e não-tricolpadas foram esclarecidas por numerosos estudos recentes baseados em dados combinados. Tais análises utilizaram caracteres de dois ou muitos genes (Graham e Olmstead 2000; Kim et al. 2004; Qiu et al. 2000, 2005; Savolainen et al. 2000a; Soltis et al. 1998, 2000, 2005; Zanis et al. 2003) e, às vezes, caracteres morfológicos (Doyle et al. 1994; Doyle 1998; Doyle e Endress 2000; Nandi et al. 1998).

Os cladogramas nas Figuras 9.1 e 9.2 sintetizam as relações entre os principais clados, tais como propostos por Chase (2004), Judd e Olmstead (2004), Soltis e Soltis (2004) e Soltis e colaboradores (2005). Estas são principalmente as relações refletidas pela classificação do Angiosperm Phylogeny Group, o APG (APG 1998, 2003). As angiospermas não-monocotiledôneas e não-tricolpadas representam um conjunto de linhagens, e tentativas anteriores de incluí-las em uma superordem (Annonanae; Thorne 1992) ou subclasse (Magnoliidae; Cronquist 1968, 1981, 1988; Takhtajan 1980, 1997) geram confusão. A maioria das análises sustenta Amborellaceae, Nymphaeaceae e Illiciaceae (e grupos próximos) como parte do Grado ANITA*, as três linhagens que divergiram primeiro do resto das angiospermas. O Grado ANITA pode ser caracterizado por apresentar carpelos cujas margens são seladas por uma secreção, enquanto, na maioria das angiospermas restantes, as margens dos carpelos se fecham por fusão pós-genital das epidermes (Doyle 1998, Endress 2004a,b, Endress e Igersheim 2000a,b; Soltis et al. 2005). A maioria dos integrantes dessas linhagens apresenta gametófitos femininos 4-nucleados e endosperma diplóide, mas Amborellaceae apresenta um gametófito feminino 9-nucleado e endosperma triplóide (Williams e Friedman 2004; Friedman 2006). A maior parte das angiospermas restantes apresenta um gametófito feminino 8-nucleado e endosperma triplóide (ver Capítulo 4).

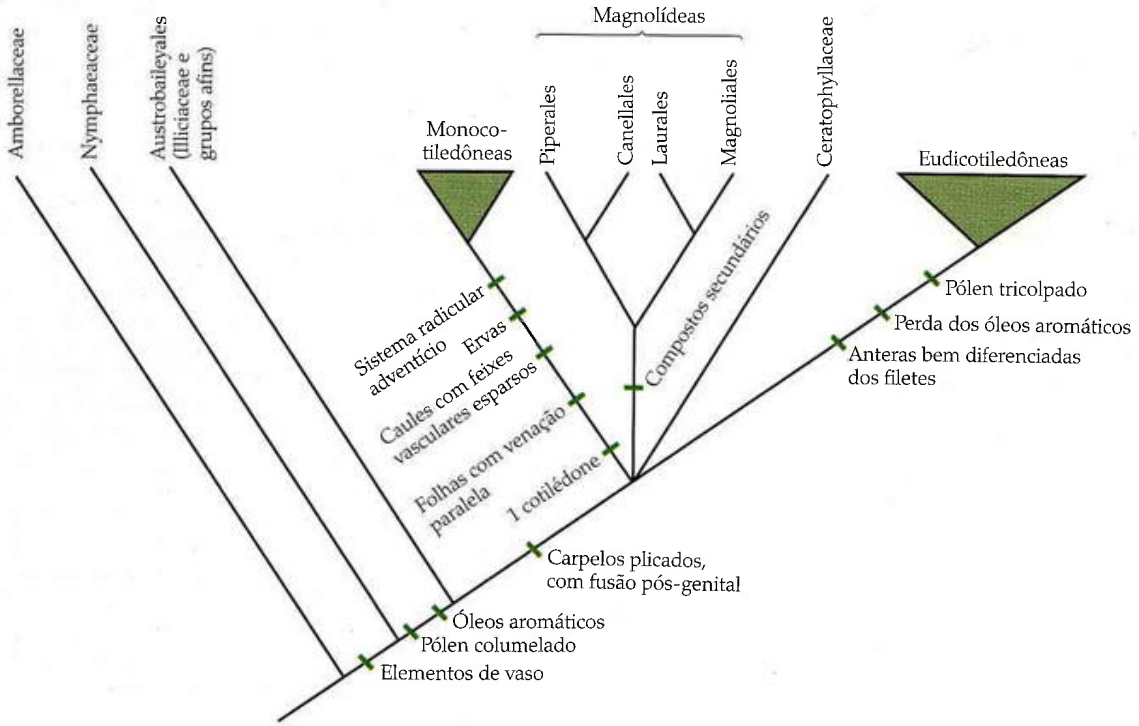


FIGURA 9.1 Cladograma dos principais grupos de angiospermas baseado em Soltis & Soltis (2004), mostrando sinapomorfias morfológicas selecionadas.

* N. de T. **O Grado ANITA** é um grupo parafilético cujo nome provém das iniciais dos *taxa* nele contidos (Amborellaceae, Nymphaeaceae, Illiciaceae, Trimeniaceae e Austrobaileyaceae). No início desta década, o grupo foi considerado um clado por diversos autores. Hoje se sabe que este não é um grupo monofilético e, exatamente por isso, talvez seja desejável abandonar o conceito de "Grado ANITA". Do ponto de vista cladístico, o grupo contém as ordens Amborellales, Nymphaeales e Austrobaileyales, que muitas análises filogenéticas sustentam como grupos-irmãos sucessivos das demais angiospermas.

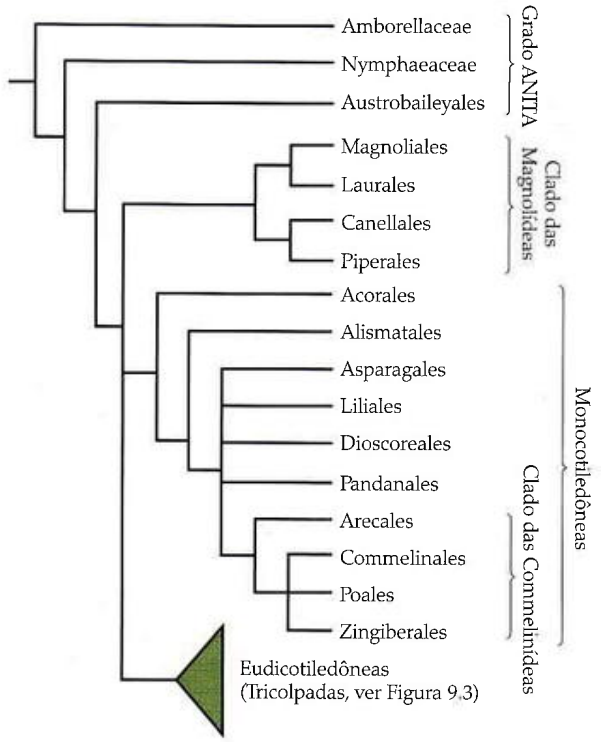


FIGURA 9.2 Os principais clados de Angiospermas baseados na classificação do Angiosperm Phylogeny Group (APG 1998, 2003) e atualizada com base em análises filogenéticas recentes resumidas em Chase (2004), Soltis e Soltis (2004) e Soltis et al. (2005).

O Grado ANITA apresenta um desenvolvimento carpelar característico, em que uma região meristemática se desenvolve entre os braços de um primórdio em forma de U, e assim o carpelo cresce como um tubo. A maioria das outras angiospermas apresenta carpelos plicados – isto é, o carpelo em desenvolvimento apresenta o formato de uma folha dobrada na região mediana, com os óvulos dispostos na região plicada (Doyle e Endress 2000). Além disso, *Amborella* (o único gênero nas Amborellaceae) carece de elementos de vaso, e a maioria das Nymphaeaceae ou carece de elementos de vaso ou os apresenta em um tipo pouco usual, em formato de traqueídes (Schneider et al. 1995; Schneider e Carlquist 1995). A maioria das angiospermas restantes apresenta elementos de vaso, embora estas células especializadas na condução de água tenham sido perdidas em alguns grupos (Winteraceae e algumas Chloranthaceae).

Illiciaceae e grupos próximos apresentam óleos aromáticos em células esféricas especializadas no mesofilo foliar, assim, as folhas apresentam glândulas pelúcidas; estas manchas aparecem também em outras famílias, incluindo Magnoliaceae, Annonaceae, Winteraceae e Lauraceae, dentre as magnolídeas. Contudo, glândulas pelúcidas faltam nas Amborellaceae e Nymphaeaceae; sua falta é, portanto, considerada a condição original nas angiospermas.

Amborellaceae e Illiciaceae provavelmente retêm numerosos caracteres plesiomórficos (ancestrais) que aparecem também em muitas magnolídeas. Possíveis caracteres vegetativos ancestrais seriam o hábito perene não-decidual, hábito lenhoso com feixes vasculares primários dispostos em anel; nós unilacunares com dois traços vasculares; e folhas alternas, simples, mais ou menos coriáceas, com venação peninérvea e margens inteiras ou esparsamente serrilhadas, bem como ausência de estípulas.

A julgar pela distribuição de tais caracteres nessas famílias, as flores das primeiras angiospermas devem ter sido polinizadas por insetos, ter sido radiais, bissexuais e hipóginas, com numerosas peças florais arranjadas em disposição espiralada, e livres. O perianto é tipicamente composto por tépalas (ou seja, não diferenciado em cálice e corola). Nestas famílias, os estames apresentam pouca diferenciação entre *antera e filete* e *anteras com quatro microsporângios*, com deiscência longitudinal. Os grãos de pólen são normalmente monossulcados e em geral faltam columelas bem desenvolvidas. Os carpelos apresentam um estigma alongado e um estilete pouco diferenciado do ovário. Os óvulos estão fixos às paredes dos lóculos (com frequência lateralmente) e são tipicamente anátropos, com dois tegumentos e um megasporângio de parede espessa (nucelo). Os frutos das angiospermas ancestrais devem ter sido indeiscentes (e carnosos) ou deiscentes (por uma única abertura, como, por exemplo, um folículo); as sementes devem ter apresentado tamanho médio, abundante endosperma e um embrião diminuto com dois cotilédones. As Nymphaeaceae apresentam numerosos caracteres especializados que provavelmente decorrem do seu modo de vida aquático, incluindo hábito herbáceo, caules com canais aeríferos e feixes vasculares esparsos, folhas com mucilagem, pecíolos alongados e lâminas foliares peltadas, partidas, ou quase-peltadas, bem como flores em longos pedicelos.

A maioria das angiospermas não-eudicotiledôneas e não-monocotiledôneas provavelmente constitui um grupo monofilético, que aqui chamaremos do clado das magnolídeas, ou simplesmente **magnolídeas** (ver Figura 9.2). Este clado inclui as Magnoliales, Laurales, Canellales e Piperales. As magnolídeas são árvores, arbustos ou lianas com folhas alternas ou opostas, com venação geralmente peninérvea, folhas coriáceas e estômatos paracíticos. As flores tipicamente apresentam muitas peças periânticas. As peças florais se apresentam em disposição espiralada ou em verticilos de três, e os estames são amiúde laminares. O filete é pouco diferenciado da antera e o conectivo apresenta-se geralmente bem desenvolvido. As Piperales são um grupo derivado, com hábito geralmente herbáceo (porém, às vezes, secundariamente sublenhoso). Os caules apresentam nós intumescidos e feixes vasculares separados (ou, quando o lenho se desenvolve, os raios são muito separados). As folhas são alternas, às vezes com venação mais ou menos palmatinérvea, tenras, e com estômatos anomocíticos. As peças periânticas e do androceu apresentam-se em verticilos de três. O filete é bem diferenciado da antera e o conectivo é geralmente inconspícuo.

Observe que Nymphaeaceae e monocotiledôneas partilham alguns dos caracteres supracitados para as Piperales, incluindo hábito herbáceo e tendência a apresentar flores trímeras. Considerando o cladograma da Figura 9.1, a opção mais simples é assumir que esses caracteres evoluíram separadamente nesses três grupos monofiléticos. Além disso,

caules com feixes vasculares esparsos evoluíram independentemente em Nymphaeaceae, monocotiledôneas e Piperaceae. Não é de se surpreender que alguns autores tenham considerado Piperales e/ou as Nymphaeaceae como próximas às monocotiledôneas (Chase et al. 1993; Donoghue e Doyle 1989; Doyle e Endress 2000; Doyle et al. 1994).

As magnolídeas, junto com as morfologicamente similares espécies do Grado ANITA, foram tradicionalmente consideradas como retendo o maior número de caracteres plesiomórficos dentre as angiospermas (Cronquist 1968, 1981, 1988; Dahlgren 1977, 1983; Takhtajan 1969, 1980, 1997; Thorne 1974, 1992). Tais idéias foram em parte apoiadas por análises cladísticas efetuadas com caracteres morfológicos (Donoghue e Doyle 1989; Doyle et al.1994; Loconte e Stevenson 1991) e recebem pelo menos apoio parcial em análises moleculares recentes, devido à localização filogenética das Amborellaceae, Nymphaeaceae e Illiciaceae (ver Graham e Olmstead 2000; Mathews e Donoghue 1999, 2000; Qiu et al. 2005; Soltis et al. 2000, 2005). Observe, no entanto, que as magnolídeas estão mais proximamente relacionadas às monocotiledôneas e eudicotiledôneas do que com Amborellaceae, Nymphaeaceae e Illiciaceae (Ver Figuras 9.1 e 9.2).

Embora o cladograma das angiospermas seja claramente enraizado por Amborellaceae (ou Amborellaceae e Nymphaeaceae em conjunto), a localização de alguns grupos ainda permanece incerta. Ceratophyllaceae, especialmente, tem aparecido com diferentes localizações nos estudos cladísticos antes citados, podendo ora ser grupo-irmão das monocotiledôneas (Graham e Olmstead 2000; Zanis et al. 2003), grupo-irmão das eudicotiledôneas (Qiu et al. 2005; Soltis et al. 2000) ou grupo-irmão de ambos, em conjunto. Chloranthaceae é outra família de localização problemática. Evidências recentes sugerem que monocotiledôneas e eudicotiledôneas podem ser grupos-irmãos, com as magnolídeas, Ceratophyllaceae e Chloranthaceae em posição basal em relação a elas. A identidade dos primeiros clados divergentes de angiospermas deve continuar gerando interesse e argumentações. Certamente, maiores progressos serão feitos por meio de análises combinando dados de muitas fontes, morfológicas e moleculares (Soltis et al. 1998, 2005).

Um cladograma apresentando uma estimativa conservadora do atual conhecimento sobre as relações filogenéticas das angiospermas é apresentado nas Figuras 9.2, 9.3 e 9.4. Esta árvore é modificada a partir daquela do Angiosperm

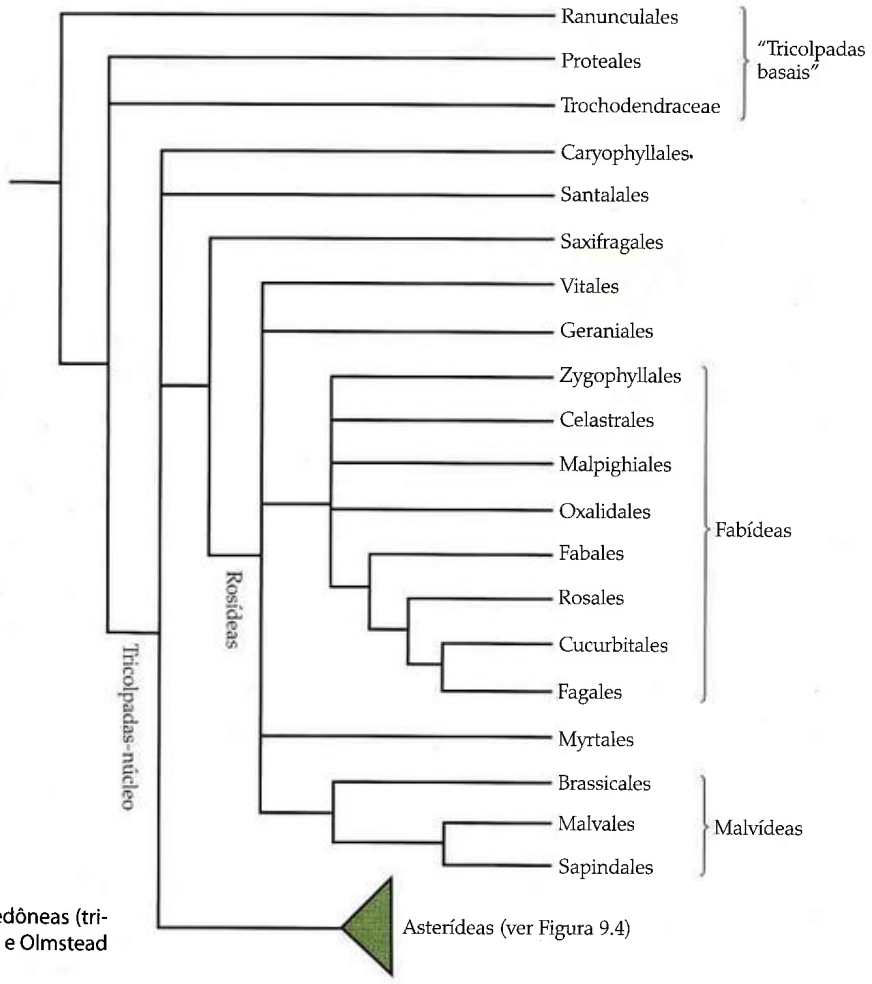


FIGURA 9.3 Os principais clados de eudicotiledôneas (tricolpadas). (Modificada de APG 1998, 2002; Judd e Olmstead 2004; Soltis et al. 2005.)

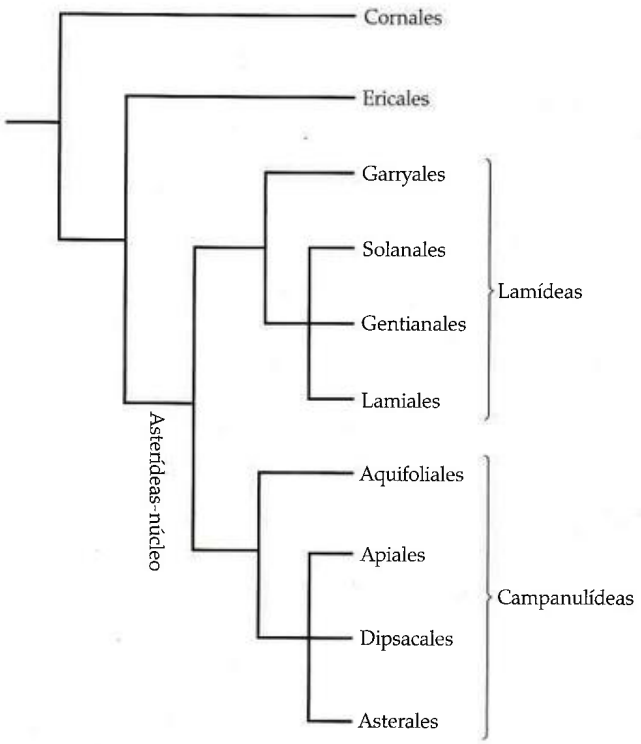


FIGURA 9.4 Principais clados dentro das asterídeas. (Modificada de APG 1998, 2002; Judd e Olmstead 2004; Soltis et al. 2005.)

Phylogeny Group (1998, 2003), atualizada por análises filogenéticas recentes, revisadas em Chase (2004), Judd e Olmstead (2004), Soltis e Soltis (2004) e Soltis e colaboradores (2005). Uma caracterização hierárquica de todas as famílias do APG pode ser encontrada em http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/.

As aproximadamente 257.400 espécies de angiospermas estão distribuídas em 13.678 gêneros (Thorne 1992, 2001) e ocorrem em uma gama extremamente ampla de hábitats terrestres, exibindo uma surpreendente diversidade morfológica, anatômica, bioquímica e fisiológica. As angiospermas são geralmente divididas em 450 famílias; Thorne (1992, 2001) reconheceu 490, Cronquist (1988), 387, Dahlgren (1983), 463, Takhtajan (1980), 589, e o Angiosperm Phylogeny Group (2003), 462 famílias.

Este texto abrange 143 famílias de angiospermas em detalhes e 97 famílias adicionais de modo mais sucinto (Tabela 9.1). Assim como na apresentação das traqueófitas não-angiospermas no Capítulo 8, cada família inclui (1) uma descrição, na qual caracteres úteis na identificação são indicados em *itálico* e potenciais sinapomorfias em **negrito**; (2) um breve resumo da distribuição, com indicações de ecologia quando a família ocorre somente em número limitado ou condições ecológicas especiais; (3) uma estimativa do número de gêneros e espécies (incluindo uma lista dos principais gêneros); (4) uma lista das espécies economicamente importantes e seus produtos; e (5) uma discussão, com informações em relação ao suporte da monofilia de cada grupo, uma visão geral das relações filogenéticas dentro da família, comentários sobre polinização, dispersão de frutos e outros assuntos de interesse biológico.

Quaisquer outras referências bibliográficas pertinentes não citadas nos itens detalhados acima estão incluídas em uma lista de referências adicionais.

Além disso, cada apresentação de uma família de angiospermas inclui uma **fórmula floral** – uma fórmula gráfica que resume simetria floral, bem como o número, a fusão e a inserção das peças florais (ver Quadro 4.1).

As descrições das famílias são necessariamente um tanto generalizadas, e condições excepcionais geralmente não são indicadas. Nessas descrições, exceto quando indicado de outro modo, assume-se que as anteras são 4-loculares (bitecas) e que apresentam deiscência longitudinal; assume-se também que os óvulos são anátropos, apresentam dois tegumentos e um egasporângio de parede espessa. Considera-se que o endosperma está presente nas sementes e que é triplóide. Se não indicado de outro modo, considera-se que o embrião seja reto. Assume-se que o caule de todas as angiospermas não-monocotiledôneas apresenta um anel composto de feixes vasculares (eustelo) e, ao mesmo tempo, assume-se que aquele das monocotiledôneas apresenta feixes vasculares esparsos; assim, apenas exceções são indicadas. Do mesmo modo, assume-se que os embriões das angiospermas não-monocotiledôneas apresentam dois cotilédones e que aqueles das monocotiledôneas apresentam apenas um cotilédone, exceto se indicado de outro modo.

Os desenhos que ilustram muitas das famílias foram elaborados em conexão com o Projeto Generic Flora of the South-eastern United States, exceto quando indicado. Famílias próximas são tratadas dentro das ordens (nomes terminados em *-ales*, ver Apêndice 1). Os **tratamentos ordinais** incluem um resumo dos caracteres que sustentam a monofilia dos grupos (sinapomorfias das ordens) e uma breve discussão sobre as relações filogenéticas entre as famílias neles contidas. Uma **chave** para todas (ou, pelo menos, para as mais importantes) as famílias de cada ordem é incluída. Famílias com tratamento formal neste texto são indicadas em **negrito** nas chaves. A circunscrição de algumas ordens e famílias foi modificada em relação à delimitação tradicional, de modo a deixar estes grupos monofiléticos. Ordens relacionadas são tratadas em grupos informais. Seguimos principalmente a classificação do Angiosperm Phylogeny Group (APG 1998, 2003), porque se baseia em análises cladísticas publicadas.

Famílias foram escolhidas para tratamento formal, com base no seu número de gêneros e espécies, dominância florística (especialmente na América do Norte), importância econômica e interesse filogenético. A Tabela 9.1 lista as famílias de angiospermas em um arranjo que reflete nosso conhecimento atual sobre suas relações filogenéticas, com base em análises cladísticas recentes e na classificação proposta pelo Angiosperm Phylogeny Group. Famílias que recebem tratamento completo aparecem em **negrito,** e aquelas tratadas mais sucintamente aparecem em *itálico*. Como as relações filogenéticas de alguns clados ainda são incertas, a seqüência de ordens aqui mostrada é, até certo ponto, arbitrária. De fato, qualquer seqüência linear é necessariamente arbitrária, pois não pode refletir o padrão de bifurcação de um cladograma.

TABELA 9.1 Principais famílias de angiospermas, como classificadas neste livro[a]

GRADO ANITA

Amborellales
- **Amborellaceae** (p. 232)

Nymphaeales
- **Nymphaeaceae** (p. 233) (inclui Barclayaceae e Cabombaceae)

Austrobaileyales
- **Illiciaceae** (p. 235)
- *Schisandraceae* (p. 235)

Chloranthaceae (p. 243) (localização incerta)

MAGNOLÍDEAS

Magnoliales
- **Magnoliaceae** (p. 237)
- **Annonaceae** (p. 240)
- **Myristicaceae** (p. 240)
- *Degeneriaceae* (p. 237)

Laurales
- **Lauraceae** (p. 242)
- *Calycanthaceae* (p. 242)
- *Hernandiaceae* (p. 242)
- *Monimiaceae* (p. 242)
- *Siparunaceae* (p. 242)

Canellales
- **Winteraceae** (p. 244)
- *Canellaceae* (p. 244)

Piperales
- **Piperaceae** (p. 245)
- **Aristolochiaceae** (p. 247)
- *Hydnoraceae* (p. 245)
- *Lactoridaceae* (p. 245)
- *Saururaceae* (p. 245)

Ceratophyllaceae (p. 248) (localização incerta)

MONOCOTILEDÔNEAS

Acorales
- *Acoraceae* (p. 249)

Alismatales
- **Araceae** (p. 250) (inclui Lemnaceae)
- **Alismataceae** (p. 252) (inclui Limnocharitaceae)
- **Hydrocharitaceae** (p. 254) (inclui Najadaceae)
- **Potamogetonaceae** (p. 256)
- *Butomaceae* (p. 250)
- *Cymodoceaceae* (p. 250)
- *Posidoniaceae* (p. 250)
- *Ruppiaceae* (p. 250)
- *Tofieldiaceae* (p. 262)
- *Zannichelliaceae* (p. 250)
- *Zosteraceae* (p. 250)

Liliales
- **Liliaceae** (p. 257) (inclui Calochortaceae e Uvulariaceae, em parte)
- **Colchicaceae** (p. 258) (inclui Uvulariaceae, em parte)
- **Smilacaceae** (p. 259)
- **Melanthiaceae** (p. 260) (inclui Trilliaceae)
- *Alstroemeriaceae* (p. 257)

Asparagales
- **Asparagaceae** (p. 266)
- **Ruscaceae** (p. 266) (inclui Convallariaceae, Nolinaceae e Dracaenaceae)
- **Agavaceae** (p. 268) (inclui Hyacinthaceae, subfamília Chlorogaloideae e Hostaceae)
- **Hyacinthaceae** (p. 269)
- **Alliaceae** (p. 270)
- **Amaryllidaceae** (p. 270)
- **Asphodelaceae** (p. 272)
- **Iridaceae** (p. 272)
- **Orchidaceae** (p. 273)
- *Agapanthaceae* (p. 270)
- *Hemerocallidaceae* (p. 265) (inclui Phormiaceae e Johnsoniaceae)
- *Hypoxidaceae* (p. 265)
- *Themidaceae* (p. 270)
- *Xanthorrhoeaceae* (p. 265)

Dioscoreales
- **Dioscoreaceae** (p. 275)
- *Burmanniaceae* (p. 276)
- *Nartheciaceae* (p. 262)

CLADO DAS COMMELINÍDEAS

Arecales
- **Arecaceae** (p. 278)

Commelinales
- **Commelinaceae** (p. 281)
- **Haemodoraceae** (p. 282)
- **Pontederiaceae** (p. 283)
- *Philydraceae* (p. 281)

Poales
- **Bromeliaceae** (p. 287)
- **Typhaceae** (p. 290) (inclui Sparganiaceae)
- **Eriocaulaceae** (p. 290)
- **Xyridaceae** (p. 292)
- **Juncaceae** (p. 292)
- **Cyperaceae** (p. 294)
- **Restionaceae** (p. 296)
- **Poaceae** (p. 296)
- *Flagellariaceae* (p. 286)
- *Joinvilleaceae* (p. 286)
- *Mayacaceae* (p. 286)

Zingiberales
- **Zingiberaceae** (p. 302)
- **Marantaceae** (p. 304)
- **Cannaceae** (p. 306)
- *Costaceae* (p. 302)
- *Heliconiaceae* (p. 302)
- *Musaceae* (p. 302)
- *Strelitziaceae* (p. 302)

EUDICOTILEDÔNEAS (TRICOLPADAS)

"TRICOLPADAS BASAIS"

Ranunculales
- **Menispermaceae** (p. 308)
- **Ranunculaceae** (p. 309)
- **Berberidaceae** (p. 312)
- **Papaveraceae** (p. 314) (inclui Fumariaceae)
- *Lardizabalaceae* (p. 308)

Proteales e outras "tricolpadas basais"
- **Platanaceae** (p. 316)
- **Proteaceae** (p. 317)
- *Nelumbonaceae* (p. 316)

Trochodendraceae (p. 316) (inclui Tetracentraceae; localização incerta)

Buxaceae (p. 316) (localização incerta)

TRICOLPADAS-NÚCLEO (EUDICOTILEDÔNEAS-NÚCLEO)

Caryophyllales
- **Caryophyllaceae** (p. 320)
- **Phytolaccaceae** (p. 323)
- **Nyctaginaceae** (p. 324)
- **Amaranthaceae** (p. 324) (inclui Chenopodiaceae)
- **Aizoaceae** (p. 327)
- **"Portulacaceae"** (p. 328)
- **Cactaceae** (p. 330)
- **Droseraceae** (p. 332)
- **Polygonaceae** (p. 334)
- *Nepenthaceae* (p. 332)
- *Petiveriaceae* (p. 319)
- *Plumbaginaceae* (p. 332)
- *Simmondsiaceae* (p. 318)

Santalales
- **Loranthaceae** (p. 336)
- **Santalaceae** (p. 338) (inclui Viscaceae)
- *Misodendraceae* (p. 336)
- *"Olacaceae"* (p. 336)
- *Opiliaceae* (p. 336)
- *Schoepfiaceae* (p. 336)

Saxifragales
- **Saxifragaceae** (p. 338)
- **Crassulaceae** (p. 342)
- **Hamamelidaceae** (p. 342)
- **Altingiaceae** (p. 344)
- *Cercidiphyllaceae* (p. 341)
- *Grossulariaceae* (p. 341)
- *Haloragaceae* (p. 341)
- *Iteaceae* (p. 341)
- *Paeoniaceae* (p. 338)

CLADO DAS ROSÍDEAS

Vitales
- **Vitaceae** (p. 346) (inclui Leeaceae)

Geraniales
- **Geraniaceae** (p. 348)

Fabídeas (Eurosídeas I)

Zygophyllales
- **Zygophyllaceae** (p. 350)
- *Krameriaceae* (p. 351)

[a]As famílias que recebem tratamento completo no texto são indicadas em negrito, enquanto aquelas brevemente caracterizadas estão em itálico, após as indicadas em negrito; dessa forma, a lista não necessariamente coloca famílias relacionadas lado a lado. O número de páginas (entre parênteses) indica a discussão de cada família neste capítulo.

TABELA 9.1 *(continuação)*

Oxalidales
- **Oxalidaceae** (p. 351)
- *Cephalotaceae* (p. 351)
- *Cunoniaceae* (p. 351)

Celastrales
- **Celastraceae** (p. 351) (inclui Hippocrateaceae)
- *Parnassiaceae* (p. 353)

Malpighiales
- **Malpighiaceae** (p. 353)
- **Euphorbiaceae** (p. 355)
- **Phyllanthaceae** (p. 359)
- **Clusiaceae** (p. 362)
- **Hypericaceae** (p. 362)
- **Rhizophoraceae** (p. 364)
- **Violaceae** (p. 364)
- **Passifloraceae** (p. 367)
- **Salicaceae** (p. 367) (inclui Flacourtiaceae, em parte)
- *Achariaceae* (p. 355)
- *Chrysobalanaceae* (p. 354)
- *Picrodendraceae* (p. 353)
- *Podostemaceae* (p. 354)
- *Putranjivaceae* (p. 359)
- *Rafflesiaceae* (p. 353)

Fabales
- **Fabaceae** (p. 371)
- **Polygalaceae** (p. 377)
- *Surianaceae* (p. 372)

Rosales
- **Rosaceae** (p. 379)
- **Rhamnaceae** (p. 388)
- **Ulmaceae** (p. 389)
- **Cannabaceae** (p. 391) (inclui Celtidaceae)
- **Moraceae** (p. 392)
- **Urticaceae** (p. 393) (inclui Cecropiaceae)

Cucurbitales
- **Cucurbitaceae** (p. 396)
- **Begoniaceae** (p. 398)
- *Datiscaceae* (p. 396)

Fagales
- **Fagaceae** (p. 401)
- **Betulaceae** (p. 404)
- **Casuarinaceae** (p. 406)
- **Myricaceae** (p. 406)
- **Juglandaceae** (p. 408)
- *Nothofagaceae* (p. 400)
- *Rhoipteleaceae* (p. 401)
- *Ticodendraceae* (p. 404)

Myrtales (localização incerta, talvez grupo-irmão das Malvídeas)
- **Lythraceae** (p. 412) (inclui Sonneratiaceae, Trapaceae, Punicaceae)
- **Onagraceae** (p. 414)
- **Combretaceae** (p. 416)
- **Myrtaceae** (p. 416)
- **Melastomataceae** (p. 418)
- *Nemecylaceae* (p. 412)
- *Vochysiaceae* (p. 412)

Malvídeas (Eurosídeas II)

Brassicales
- **Brassicaceae** (p. 420) (inclui Capparaceae e Cleomaceae)
- *Bataceae* (p. 422)
- *Caricaceae* (p. 422)
- *Moringaceae* (p. 422)
- *Resedaceae* (p. 422)

Malvales
- **Malvaceae** (p. 424) (inclui Tiliaceae, Sterculiaceae e Bombacaceae)
- **Cistaceae** (p. 427)
- **Dipterocarpaceae** (p. 428)
- *Thymelaeaceae* (p. 424)

Sapindales
- **Rutaceae** (p. 429)
- **Meliaceae** (p. 432)
- **Simaroubaceae** (p. 435)
- **Anacardiaceae** (p. 435) (inclui Julianaceae)
- **Burseraceae** (p. 437)
- **Sapindaceae** (p. 438) (inclui Aceraceae e Hippocastanaceae)

CLADO DAS ASTERÍDEAS (= SYMPETALAE)

Cornales
- **Hydrangeaceae** (p. 441)
- **Loasaceae** (p. 443)
- **Cornaceae** (p. 443) (inclui Nyssaceae)

Ericales
- **Sapotaceae** (p. 445)
- **Ebenaceae** (p. 449)
- **Primulaceae** (p. 450) (inclui Theophrastaceae, Maesaceae e Myrsinaceae)
- **Theaceae** (p. 452)
- **Ericaceae** (p. 452) (inclui Pyrolaceae, Monotropaceae, Empetraceae e Epacridaceae)
- **Sarraceniaceae** (p. 455)
- **Lecythidaceae** (p. 455)
- **Polemoniaceae** (p. 457)
- *Actinidiaceae* (p. 445)
- *Balsaminaceae* (p. 445)
- *Clethraceae* (p. 445)
- *Cyrillaceae* (p. 445)
- *Fouquieriaceae* (p. 445)
- *Pentaphragmataceae* (p. 445) (inclui Ternstroemiaceae)
- *Styracaceae* (p. 445)
- *Symplocaceae* (p. 445)

Lamídeas (Euasterídeas I)

Garryales
- **Garryaceae** (p. 441)

Solanales
- **Solanaceae** (p. 459) (inclui Nolanaceae)
- **Convolvulaceae** (p. 462) (inclui Cuscutaceae)
- **Boraginaceae** (p. 462) (inclui Hydrophyllaceae, em parte, e Lennoaceae) (localização incerta)
- *Hydroleaceae* (p. 459f)

Gentianales
- **Rubiaceae** (p. 469)
- **Gentianaceae** (p. 470)
- **Apocynaceae** (p. 471) (inclui Asclepiadaceae)
- *Gelsemiaceae* (p. 467)
- *Loganiaceae* (p. 467)

Lamiales
- **Oleaceae** (p. 477)
- **Gesneriaceae** (p. 481)
- **Plantaginaceae** (p. 481) (inclui Callitrichaceae e Scrophulariaceae, em parte)
- **Scrophulariaceae** (p. 484) (inclui Buddlejaceae e Myoporaceae)
- **Orobanchaceae** (p. 484) (inclui espécies parasíticas antes consideradas em Scrophulariaceae)
- **Bignoniaceae** (p. 486)
- **Acanthaceae** (p. 486) (inclui Avicenniaceae e Mendonciaceae)
- **Lentibulariaceae** (p. 488)
- **Verbenaceae** (p. 490)
- **Lamiaceae** (p. 492) (inclui muitos gêneros antes tratados em Verbenaceae)
- *Calceolariaceae* (p. 477)
- *Phrymaceae* (p. 482) (inclui *Mimulus*)
- *Linderniaceae* (p. 482)
- *Tetrachondraceae* (p. 475)

Campanulídeas (Euasterídeas II)

Aquifoliales
- **Aquifoliaceae** (p. 494)
- *Helwingiaceae* (p. 494)
- *Phyllonomaceae* (p. 494)

Apiales
- **Apiaceae** (p. 495) (inclui Hydrocotylaceae, em parte)
- **Araliaceae** (p. 499) (inclui Hydrocotylaceae, em parte)
- *Myodocarpaceae* (p. 497)
- *Pittosporaceae* (p. 497)

Dipsacales
- **Caprifoliaceae** (p. 501) (inclui Dipsacaceae, Valerianaceae, Diervillaceae e Linnaeaceae)
- **Adoxaceae** (p. 504) (inclui *Sambucus* e *Viburnum*)

Asterales
- **Campanulaceae** (p. 508) (inclui Lobeliaceae)
- **Asteraceae** (p. 508)
- *Calyceraceae* (p. 506)
- *Goodeniaceae* (p. 506)
- *Menyanthaceae* (p.506)
- *Stylidiaceae* (p. 506)

O GRADO ANITA

Amborellales

Amborellaceae Pinchon
(Família da Amborella)

Arbustos ou arvoretas, sem óleos aromáticos ou glândulas pelúcidas; lenho sem elementos de vaso. Pêlos simples. *Folhas alternas e dísticas, simples,* onduladas, *sutilmente serrilhadas* (dentes do tipo clorantóide), com venação peninérvea; sem estípulas. Inflorescências axilares e determinadas. **Flores unissexuais (plantas dióicas),** radiais. *Tépalas, 5-11, mais ou menos livres,* imbricadas. **Estames numerosos,** com antera e filete pouco diferenciados, este último curto, estames representados por estaminódios nas flores carpeladas; **grãos de pólen monoaperturados (ulcerados) no pólo distal, com margem de abertura pouco definida.** *Carpelos, 5 ou 6,* **sobre um receptáculo ligeiramente côncavo, que se rasga na maturação da flor;** ovários súperos, com placentação lateral; estigma estendendo-se para baixo, na superfície adaxial do estilete, com 2 bordas. **Um óvulo.** *Fruto agregado de* **drupas,** o caroço com superfície foveada; semente com um embrião diminuto.

Fórmula floral:

Flor estaminada: *T– 8–11– , A ∞ , G0

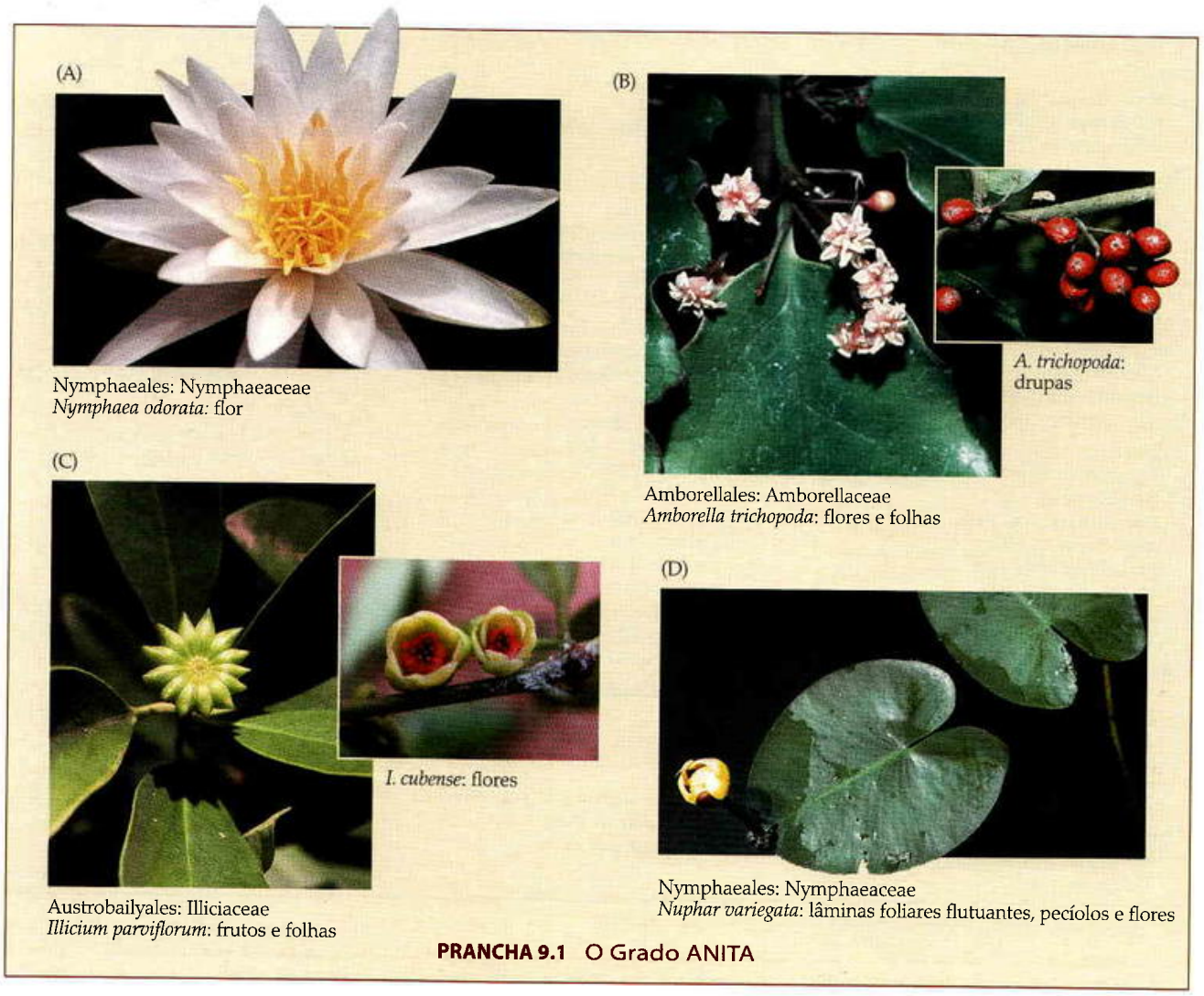
Flor carpelada: *T– 5–8– , A1–2•, G5–6, drupas

Distribuição e ecologia: endêmica da Nova Caledônia, no sub-bosque úmido e sombreado de florestas montanas.

Gênero/espécie: 1(*Amborella*)/1 (*A. trichopoda*).

Importância econômica e produtos: nenhuma.

Discussão: *Amborella* era tradicionalmente considerada parte das Laurales por causa do receptáculo mais ou menos côn-



PRANCHA 9.1 O Grado ANITA

cavo das flores e dos seus frutos drupáceos (Prancha 9.1B). Por muito tempo foi considerada uma angiosperma primitiva, idéia sugerida por causa de seu lenho sem elementos de vaso, flores com tépalas livres, estames numerosos com filete e antera pouco diferenciados, muitos carpelos livres com bordas estigmáticas não-fusionadas (seladas por uma secreção), e sementes com abundante endosperma e embrião diminuto. Os estômatos são paracíticos a anomocíticos. Todos estes caracteres, junto com as folhas persistentes, simples e alternas, sugeriram que Amborellaceae fizesse parte das magnolídeas. Análises filogenéticas recentes baseadas em DNA (Graham e Olmstead 2000; Hilu et al. 2003; Mathews e Donoghue 1999, 2000; Qiu et al. 2000; Soltis et al. 1999, 2000) separam, no entanto, *Amborella* das magnolídeas e sugerem que pode ser o grupo-irmão do resto das angiospermas (ver Figuras 9.1 e 9.2). Contudo, esta hipótese precisa de estudos adicionais, pois algumas poucas análises colocam *Amborella* em um clado, junto com Nymphaeaceae (Barkman et al. 2000). Caracteres especialmente distintivos de Amborellaceae são o lenho sem elementos de vaso; a falta de óleos aromáticos; flores unissexuais com um receptáculo pouco profundo, em forma de taça; pólen mais ou menos inaperturado; e agregados de drupas vermelhas.

As flores de *Amborella* são polinizadas tanto por insetos como pelo vento; uma ampla gama de insetos as visitam, sendo que coleópteros são particularmente freqüentes. As drupas são dispersas por aves.

Referências adicionais: Bailey and Swanny 1948; Bobrov et al. 2005; Buzgo et al. 2004; Endress 2001; Endress and Ingersheim 2000b; Feild et al. 2001; Hesse 2001; Philipson 1993, Ronse de Craene et al. 2003; Sampson 1993; Thien et al. 2003; Young 1982.

Nymphaeales

Nymphaeaceae Salisbury
(Família das ninféias)

Ervas rizomatosas, aquáticas; caule com feixes vasculares geralmente esparsos, com canais de ar conspícuos e amiúde com **laticíferos**; em geral com esclereídes livres, estrelados e ramificados que se projetam para dentro dos canais de ar; muitas vezes apresentam alcalóides (mas não do tipo benzil isoquinolínico). Pêlos simples, **que geralmente secretam mucilagem**. *Folhas* alternas, espiraladas, opostas ou, ocasionalmente, em verticilos; simples, peltadas ou subpeltadas, de margem inteira, serreada ou partida; curto a *longo pecioladas, com a lâmina submersa, flutuante ou emergente;* com venação peninérvea a palmada; estípulas presentes ou ausentes. **Flores** solitárias, bissexuais e radiais, **com um pedicelo longo** *e geralmente flutuando ou produzidas acima da superfície da água;* **com um anel de feixes vasculares no receptáculo.** Tépalas, 4-12, livres a conatas, imbricadas, amiúde petalóides. *Pétalas (estaminódios petalóides) ausentes, ou 8 a numerosos,* inconspícuas ou aparentes, geralmente intergradando-se com os estames. *Estames, 3 a numerosos,* os mais internos às vezes representados por estaminódios; filetes livres ou adnatos a estaminódios petalóides, finos e bem diferenciados das anteras ou laminares e pouco diferenciados das anteras; grãos de pólen geralmente monossulcados ou sem aberturas. Carpelos, 3 a numerosos, livres ou conatos; ovário/ovários súpero a ínfero, *se conatos, então com muitos lóculos* e **placentação parietal (óvulos esparsos nos compartimentos)**; *estigmas geralmente alongados e radiando a partir de um disco expandido, circular a marginalmente lobado;* com freqüência rodeando o receptáculo que aparece como uma borda circular ou dobra. Óvulo, 1 a numerosos, anátropos a ortótropos. Nectários ausentes ou presentes nos estaminódios, embora um fluido adocicado possa também ser secretado pelo estigma. *Fruto agregado de nozes ou cápsulas indeiscentes e com poucas sementes, bagas ou, às vezes, cápsulas carnosas de deiscência irregular;* sementes **geralmente operculadas** (abrindo por um capuz), com freqüência arriladas; endosperma diplóide e ± ausente, mas com abundante perisperma amiláceo (Figura 9.5).

Fórmula floral:

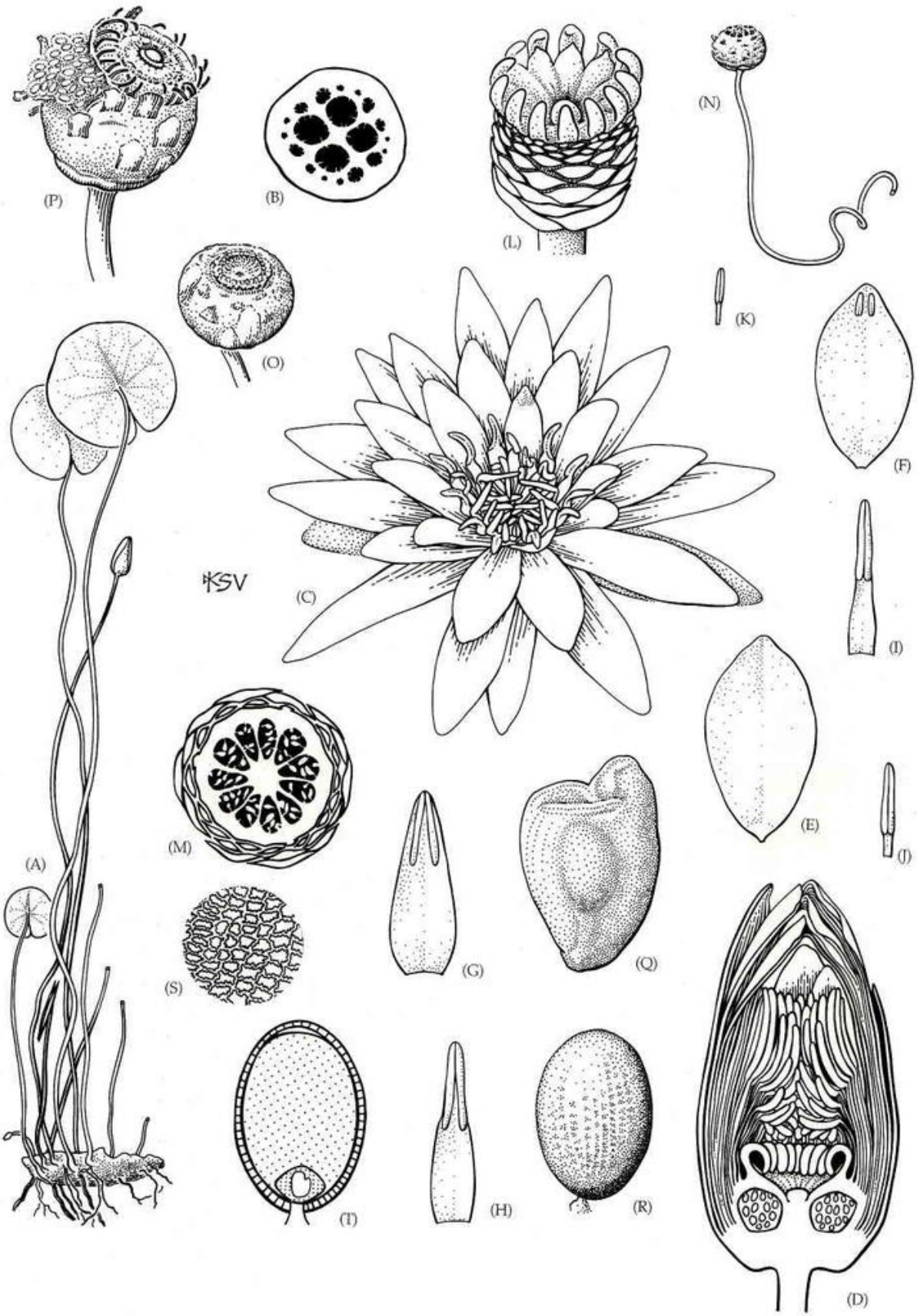
*, K(4–12), C (0–∞•), A3–∞, G $\overline{(1–\infty)}$; baga, nozes

Distribuição e ecologia: Amplamente distribuídas desde regiões tropicais a temperado-frias, em rios, lagoas, lagos e outras formações de água doce.

Gêneros/espécies: 8/70. ***Principais gêneros:*** *Nymphaea* (40 spp.) e *Nuphar* (15). Esses gêneros, junto com *Cabomba* e *Brasenia*, estão representados nos Estados Unidos e no Canadá.

Importância econômica e produtos: espécies de *Nymphaea* (ninféia), *Nuphar* (menufar) e *Victoria* (vitória-régia) são utilizadas como plantas ornamentais em fontes e jardins. *Cabomba* é popular como planta de aquário.

Discussão: a família compreende duas subfamílias: Cabomboideae, que inclui *Cabomba* e *Brasenia*, e Nymphaeoideae, que inclui os gêneros restantes. Geralmente esses grupos são reconhecidos como famílias (Les et al. 1999). As Cabomboideae consistentemente apresentam, além do rizoma, caules livres e flutuantes. Elas também apresentam carpelos livres, frutos do tipo noz e flores com seis tépalas, sem estaminódios petalóides. As Nymphaeoideae são separadas das Cabomboideae por numerosas sinapomorfias: presença de esclereídes estrelados, quatro ou mais sépalas, presença de estames inseridos espiraladamente e com filetes laminares, frutos carnosos e sincárpicos (bagas) e placentação laminar (Les et al. 1999; Moseley et al. 1993). *Nuphar* parece ser o grupo-irmão do resto das Nymphaeoideae. Apresenta ovário súpero, com estigmas separados e estaminódios inconspícuos, enquanto *Barclaya, Ondinea, Nymphaea, Victoria* e *Euryale* apresentam flores perígenas/epíginas, com superfície estigmática conspícua, estaminódios conspícuos e pólen zonosulcado; caracteres todos que parecem ser sinapomórficos. Dentre as Nymphaeoideae, *Nymphaea* e o gênero próximo *Victoria* apresentam o maior número de pétalas estaminodiais, estames e carpelos; mas até as flores de *Nuphar* apresentam números relativamente altos de peças periânticas. As flores de *Cabomba* apresentam relativamente poucas peças florais, e as numerosas partes das Nymphaeoideae provavelmente são o resultado de


(P)
(B)
(L)
(N)
(O)
(K)
(F)
(C)
KSV
(I)
(M)
(E)
(J)
(A)
(S)
(G)
(Q)
(T)
(H)
(R)
(D)

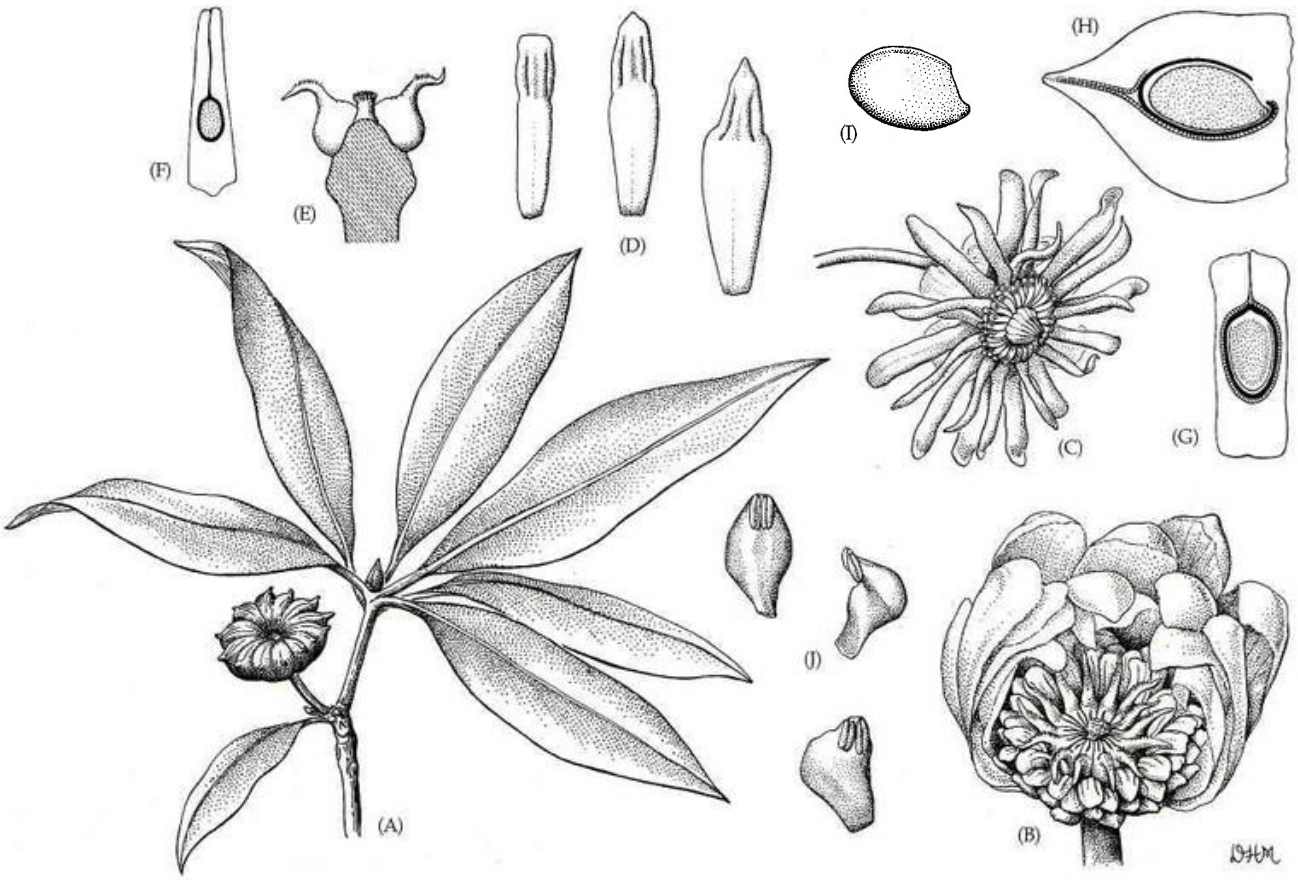


FIGURA 9.6 Illiciaceae. (A-I) *Illicium floridanum*: (A) ramo frutificando (× 0,5); (B) flor desabrochando, com carpelos receptivos (× 4); (C) flor em estágio posterior, na liberação do pólen (× 1,5); (D) estames internos, externos e de um tipo subpetalóide, pouco freqüente (× 7); (E) dois carpelos sobre o receptáculo; (F) carpelo em secção transversal; observe o único óvulo (× 15); (G) fruto maduro, com semente única e endosperma pontilhado (× 3); (H) fruto maduro em secção longitudinal (× 3); (I) semente (× 3). (J) *I. parviflorum*: estames (× 3). (Fonte: Wood 1958, *J. Arnold Arb.* 39: p. 317.)

te moscas. As plantas são auto-incompatíveis. Os folículos apresentam deiscência elástica, ejetando as sementes. Tanto a polinização quanto a dispersão parecem ser muito localizadas. A maior parte das espécies forma extensos clones, por meio da produção de rizomas.

Referências adicionais: Endress 2001; Keng 1993; Roberts and Haynes 1983; Smith 1947; Thien et al. 1983; Thorne 1974; White e Thien 1985; Wood 1958.

O CLADO DAS MAGNOLÍDEAS

Magnoliales

As Magnoliales são consideradas monofiléticas, com base em caracteres moleculares de DNA nuclear, mitocondrial e de cloroplasto, junto com a presença de folhas dísticas, fibras com pontoações de bordas finas, floema estratificado, presença de uma placa de tecido vascular na nervura mediana da face adaxial da folha e esclereídes estrelados no mesófilo foliar (ver Donoghue e Doyle 1989; Hilu et al. 2003; Qiu et al. 1993, 2005; Sauquet et al. 2003; Zanis et al. 2003). Distingue-se as Magnoliales das Laurales pelos seus nós trilacunares a multilacunares, folhas dísticas e sementes freqüentemente carnosas ou ariladas. Estas famílias reteveram numerosos caracteres florais plesiomórficos, tais como numerosos estames e carpelos livres em arranjo espiralado, ovários súperos, e sementes com embrião diminuto e endosperma abundante. Myristicaceae é, sem dúvida, o grupo-irmão do resto das famílias (Doyle e Endress 2000; Doyle et al. 2004; Sauquet et al. 2003; Soltis et al. 2000). A ordem consiste em seis famílias e cerca de 2.840 espécies; **Annonaceae**, **Magnoliaceae**, **Myristicaceae** e Degeneriaceae são famílias de destaque.

Referências: Canright 1952,1960; Cronquist 1981,1988; Dahlgren 1983; Donoghue and Doyle 1989; Endress 1986b, 1994b; Igersheim and Endress 1997; Nandi et al. 1998; Takhtajan 1969,1997; Thorne 1974,1992; Weberling 1988b; Wood 1958.

Chave para as Principais Famílias de Magnoliales

1. Estames monadelfos, filetes conatos em um tubo ou coluna; sementes com arilo carnoso e conspícuo . . **Myristicaceae**
1. Estames livres, sementes sem arilo, com arilo pouco conspícuo ou com sarcotesta 2
2. Estípulas presentes abraçando o caule e envolvendo a gema apical; nós multilacunares; endosperma homogêneo, perianto geralmente de tépalas; receptáculo alongado . . . . . **Magnoliaceae**
2. Estípulas ausentes; nós 3 a 5-lacunares, endosperma ruminado; perianto com sépalas e pétalas; receptáculo curto a ± hemisférico 3
3. Um carpelo, com o estigma cobrindo praticamente todo seu comprimento; estames laminares, com três nervuras, não agrupados; embrião com 3 ou 4 cotilédones . . . . . Degeneriaceae
3. Mais de um carpelo, geralmente muitos, com estigma ± alongado, mas restrito a poção apical de cada carpelo; estames curtos e rígidos, com conectivo expandido, com 1 nervura e geralmente agrupados em forma de disco; embrião com dois cotilédones . . . . . **Annonaceae**

Magnoliaceae A. L. de Jussieu
(Família da magnólia)

Árvores ou arbustos; **nós multilacunares**; *com células esféricas contendo óleos aromáticos (terpenóides aromáticos)*; com alcalóides, geralmente do tipo benzil isoquinolínico. Pêlos simples a estrelados. *Folhas alternas*, espiraladas a dísticas, simples, às vezes lobadas, *inteiras* e com venação peninérvea, *lâmina com glândulas pelúcidas*; **estípulas presentes, rodeando a gema terminal. Flores solitárias e terminais** (Prancha 9.2I), às vezes axilares (em um pedúnculo curto). **Flores** geralmente bissexuais, radiais, **com um receptáculo alongado** (Prancha 9.2A). *Tépalas, 6 a numerosas*, livres, ocasionalmente as 3 mais externas com aspecto sepalino, imbricadas. *Estames numerosos* e livres, muitas vezes com 3 nervuras; *filetes curtos e grossos, pouco diferenciados das anteras*; anteras com conectivo que geralmente se projeta além do ápice dos sacos polínicos; grãos de pólen monossulcados. *Carpelos* geralmente numerosos, livres, *sobre um receptáculo alongado*; ovários súperos, com placentação lateral; estigma geralmente estendendo-se para baixo, na superfície adaxial do estilete, mas às vezes reduzido e terminal. Óvulos, geralmente 2 por carpelo, às vezes numerosos. Nectários ausentes. **Fruto, agregado de folículos que geralmente ficam muito próximos na maturidade e cuja deiscência ocorre ao longo da superfície abaxial**, às vezes carnosos, com os frutos adjacentes fusionando-se em uma estrutura bacóide, de deiscência irregular ou indeiscente, ou um agregado de sâmaras; *sementes com uma sarcotesta alaranjada ou vermelha* (exceto em *Liriodendron*), geralmente pendentes através de fios finos; embrião diminuto; *endosperma homogêneo* (Figura 9.7; ver também Figura 4.47A).

Fórmula floral:
*, T-6–∞-, A∞, G∞; folículos, sâmaras

Distribuição e ecologia: regiões temperadas e tropicais do Leste norte-americano, Leste asiático e América do Sul; principalmente em florestas úmidas.

Gêneros/espécies: 2/220. ***Gêneros:*** *Magnolia* (218 spp.) e *Liriodendron* (2).

Importância econômica e produtos: *Liriodendron tulipifera* (árvore das tulipas; Prancha 9.2I) e muitas espécies de *Magnolia* são utilizadas como plantas ornamentais. A madeira de espécies de ambos os gêneros é também utilizada.

Discussão: análises cladísticas de seqüências de *rbcL* (Qiu et al. 1993), bem como caracteres morfológicos sustentam a monofilia de Magnoliaceae. Genes de cloroplasto (Azuma et al. 2001; Kim et al. 2001; Qiu et al. 1993, 1995) indicam que a família é composta por dois clados: *Liriodendron* e *Magnolia s.l.*. O reconhecimento de *Talauma*, *Michelia* e *Manglietia* torna *Magnolia* parafilético e, por isso, adotamos uma circunscrição ampla para este gênero. *Liriodendron* apresenta numerosas apomorfias, incluindo as folhas marcadamente lobadas, carpelos com estigma reduzido, frutos samaróides e sementes com uma fina cobertura mais ou menos seca. A monofilia de *Magnolia* é sustentada pelos folículos com deiscência abaxial (ou externa). Assim, podem ser descritos como folículos de abertura inversa, pois a maioria dos frutos do tipo folículo abre ao longo da superfície adaxial.

As vistosas flores de Magnoliaceae são principalmente polinizadas por coleópteros, que ficam retidos nas flores por um curto período de tempo e freqüentemente comem pólen ou outros tecidos florais. *Liriodendron*, contudo, é polinizado por abelhas. A presença de protoginia e auto-incompatibilidade promove a polinização cruzada. As sementes de *Magnolia*, com sarcotesta de cores rosa, vermelha ou alaranjada (Prancha 9.2G), ficam penduradas por fios finos – na verdade, elementos de vaso, com engrossamentos espiralados – quando abrem os folículos. Assim, atraem e são dispersas por aves. Os sincarpos carnosos de algumas espécies tropicais também são coloridos e dispersos por aves. As sâmaras de *Liriodendron* são dispersas pelo vento.

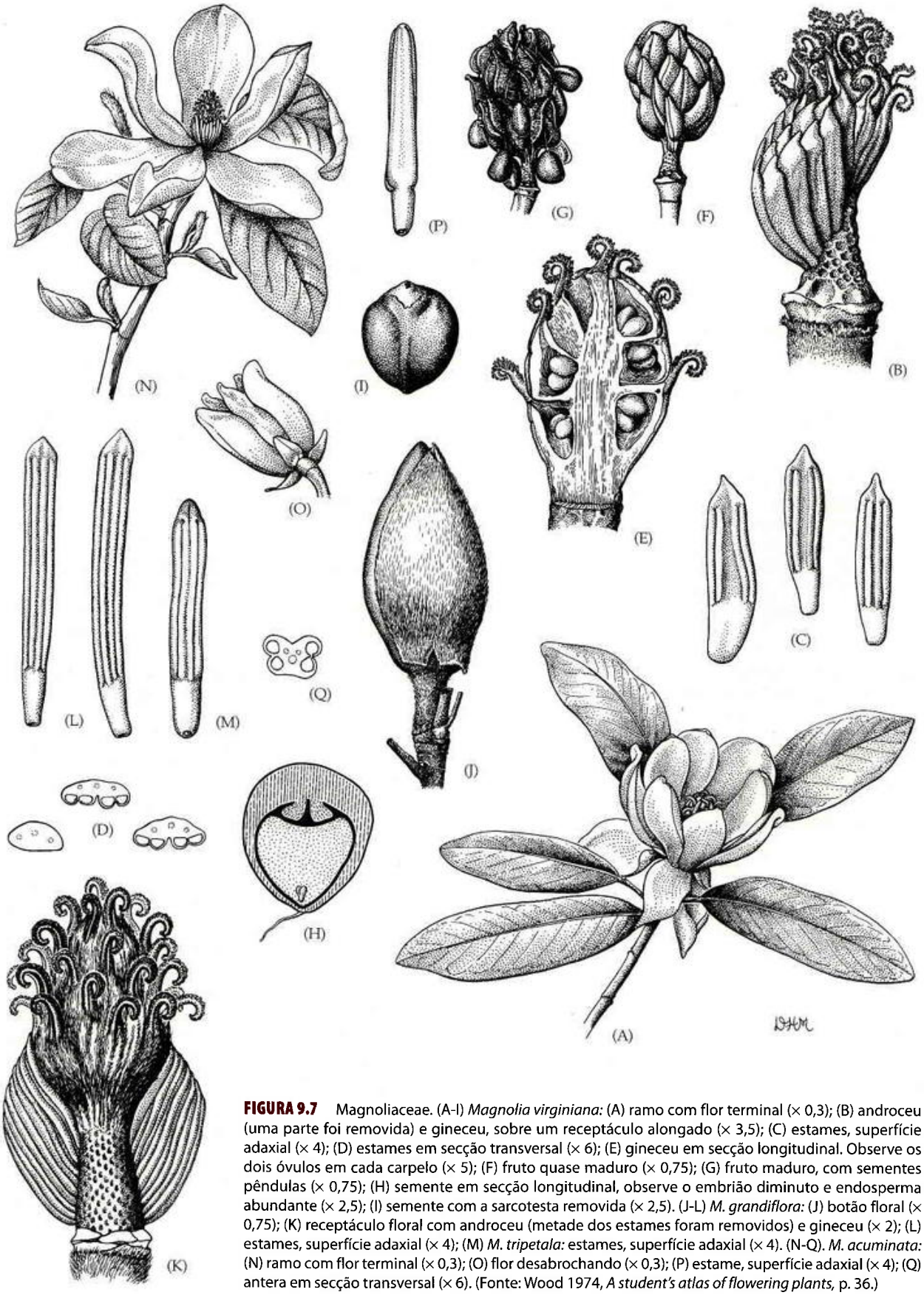
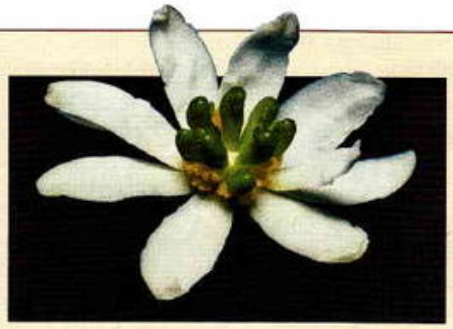


FIGURA 9.7 Magnoliaceae. (A-I) *Magnolia virginiana:* (A) ramo com flor terminal (× 0,3); (B) androceu (uma parte foi removida) e gineceu, sobre um receptáculo alongado (× 3,5); (C) estames, superfície adaxial (× 4); (D) estames em secção transversal (× 6); (E) gineceu em secção longitudinal. Observe os dois óvulos em cada carpelo (× 5); (F) fruto quase maduro (× 0,75); (G) fruto maduro, com sementes pêndulas (× 0,75); (H) semente em secção longitudinal, observe o embrião diminuto e endosperma abundante (× 2,5); (I) semente com a sarcotesta removida (× 2,5). (J-L) *M. grandiflora:* (J) botão floral (× 0,75); (K) receptáculo floral com androceu (metade dos estames foram removidos) e gineceu (× 2); (L) estames, superfície adaxial (× 4); (M) *M. tripetala:* estames, superfície adaxial (× 4). (N-Q). *M. acuminata:* (N) ramo com flor terminal (× 0,3); (O) flor desabrochando (× 0,3); (P) estame, superfície adaxial (× 4); (Q) antera em secção transversal (× 6). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants,* p. 36.)

(A)

Magnoliales: Magnoliaceae
Magnolia × *soulangeana*:
flor em secção longitudinal

(B)



Canellales: Winteraceae
Drimys winteri: flor

(C)

Magnoliales: Annonaceae
Asimina incana:
ramo com flores

(D)

Piperales: Aristolochiaceae
Aristolochia gigantea: flor

(E)

Piperales: Piperaceae
Piper aduncum: folhas e inflorescências

(F)

Magnoliales: Annonaceae
Annona squamosa: ramo com fruto

(G)

Magnoliales: Magnoliaceae
Magnolia virginiana:
frutos e sementes

(H)

Laurales: Lauraceae
Cinnamomum camphora:
folhas e frutos

(I)

Magnoliales: Magnoliaceae
Liriodendron tulipifera: folhas e flor

(J)

Laurales: Lauraceae
Persea americana: botões e flor

PRANCHA 9.2 Magnolídeas

Referências adicionais: Agababian 1972; Canright 1953; Endress 1994b; Gottaberger 1977, 1998; Nooteboom 1993; Thien 1974; Wood 1958.

Annonaceae A. L. de Jussieu
(Família da fruta-do-conde e da graviola)

Árvores, arbustos ou lianas, com casca fibrosa; *nós trilacunares*; **elementos de vaso com perfurações simples** e madeira com raios largos; *com células esféricas esparsas contendo óleos aromáticos (terpenóides aromáticos)* e freqüentemente com esclereídes esparsos; geralmente com alcalóides do tipo benzil isoquinolínico; muitas vezes com taninos. Pêlos simples, às vezes estrelados, ou com escamas peltadas. *Folhas alternas, dísticas*, simples, inteiras, *freqüentemente curto-pecioladas*, com venação peninérvea, lâmina *com glândulas pelúcidas; estípulas ausentes*. Inflorescência determinada, às vezes reduzida a uma única flor terminal ou axilar. Flores geralmente bissexuais e radiais, com freqüência **abrindo e aumentando gradualmente de tamanho antes da antese**; *com um receptáculo curto, plano a ± hemisférico. Sépalas 3*, geralmente livres ou levemente conatas, valvadas ou imbricadas. *Pétalas, geralmente 6*, livres, *as três mais externas com freqüência maiores e diferenciadas das internas*, imbricadas e/ou valvadas. *Estames geralmente numerosos, peltados e congestos em uma estrutura discóide*, livres, com 1 nervura; *filetes curtos e grossos, pouco diferenciados das anteras*; anteras com o conectivo projetando-se além dos sacos polínicos; grãos de pólen de vários tipos, ora monossulcados, ora inaperturados, às vezes em tétrades ou políades. *Carpelos (1-) 3 a numerosos*, em geral livres e em arranjo espiralado; ovários súperos com placentação lateral; estigma ± terminal ou estendendo-se para baixo na superfície adaxial do estilete. Óvulos, 1 a numerosos por carpelo. Nectários ou tecidos nutritivos às vezes nas pétalas internas. *Fruto agregado de bagas*, às vezes secundariamente conatas durante o desenvolvimento; *sementes com rafe curvando-se ao redor do ápice*, freqüentemente ariladas; embrião diminuto; *endosperma ruminado* (Figura 9.8).

Fórmula floral:

*, K3, C6, A∞, G(3–∞); bagas

Distribuição e ecologia: amplamente distribuídas em regiões tropicais e subtropicais e muito características de florestas úmidas em baixas altitudes.

Gêneros/espécies: 128/2.300. ***Principais gêneros:*** *Guatteria* (250 spp.), *Xylopia* (150), *Uvaria* (110), *Annona* (110), *Polyalthia* (100), *Artabotrys* (100) e *Rollinia* (65). Nos Estados Unidos, a família é representada pelos gêneros *Asimina, Deeringothamnus* e *Annona*.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Annona* e *Rollinia* (chirimóia, graviola, pinhas, etc.) produzem frutos comestíveis (Prancha 9.2F). As bagas de *Asimina triloba* (pawpaw) também são comestíveis. As flores de *Cananga odorata* (ylang-ylang) são utilizadas em perfumaria, e os frutos de *Monodora myristica* são utilizados como substitutos de *Myristica fragrans* (noz-moscada: Myristicaceae). Algumas espécies de *Annona, Cananga* e *Polyalthia* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia das Annonaceae é sustentada por seqüências de DNA (Qiu et al. 1993, 2000) e por numerosos caracteres morfológicos (Doyle e Le Thomas 1994). O número cromossômico básico oito provavelmente é também uma sinapomorfia (mas reduções a $n = 7$ ou aumentos para $n = 9$ também aconteceram na família). Tribos e gêneros foram diagnosticados por caracteres tais como indumento, estrutura do botão, estivação das pétalas e sépalas, formato e textura das anteras, número e formato dos carpelos, grau de conação dos frutos e número de sementes. Frutos nos quais os carpelos se fusionam em sincarpos carnosos, como em *Annona* ou *Rollinia*, são claramente derivados em relação àqueles com bagas livres, como em *Asimina* ou *Cananga*. Carpelos conatos, como os de *Monodora*, são também uma condição derivada. *Anaxagorea* apresenta folículos, mas a maioria das Annonaceae apresenta frutos carnosos e indeiscentes (bagas). *Anaxagorea* apresenta também estames laminares e alongados e endosperma irregularmente ruminado e é o grupo-irmão do resto da família, que apresenta estames mais ou menos peltados (congestos em uma estrutura de formato discóide) e ruminações espinhosas ou retas e finas no endosperma (a testa da semente estende-se para dentro do endosperma). Um grande grupo que inclui *Xylopia, Monodora, Asimina, Annona* e *Artabotrys* é caracterizado pelo pólen sem aberturas (Doyle e Le Thomas 1996; Doyle et al. 2004; Sauquet et al. 2003).

As flores da maioria das Annonaceae apresentam adaptações para polinização por coleópteros, incluindo flores fechadas, fragrâncias frutadas, tecidos nutritivos, pétalas espessas e carnosas e proteção estrutural dos órgãos reprodutivos; tripes, moscas e abelhas também foram registradas como polinizadores de algumas espécies. Algumas espécies de *Annona* são termogênicas; os coleópteros polinizadores costumam permanecer nas flores por uma noite, acasalando e nutrindo-se de tecidos florais. Muitas espécies de Annonaceae secretam um fluido estigmático pegajoso, que protege os carpelos. O conectivo rígido e mais ou menos peltado das anteras reduz o consumo do pólen. Nesta família, a polinização cruzada é favorecida pela presença de protoginia. Os frutos carnosos são dispersos por aves, mamíferos e tartarugas.

Referências adicionais: Endress 1994b; Gottsberger 1988; van Heusden 1992; Kessler 1993a; Norman and Clayton 1986; Scharaschkin e Doyle 2006; Silberbauer-Gottberger et al. 2003; Thorne 1974; Vander Wyk e Canright 1956; Walker 1971; Wood 1958.

Myristicaceae R. Brown
(Família da noz-moscada)

Árvores, **com característico exsudado avermelhado após corte ou injúria**, *e com um padrão de crescimento característico, com o tronco ereto e os ramos horizontais e em disposição aparentemente verticilada e ± horizontal; com células esféricas dispersas contendo óleos aromáticos* (terpenóides aromáticos); com compostos fenólicos alucinógenos (p. ex., miristicina), taninos e, às vezes, alcalóides indólicos. *Pêlos simples, em forma de T, ramificados ou estrelados. Folhas alternas, geralmente dísticas, sim-*

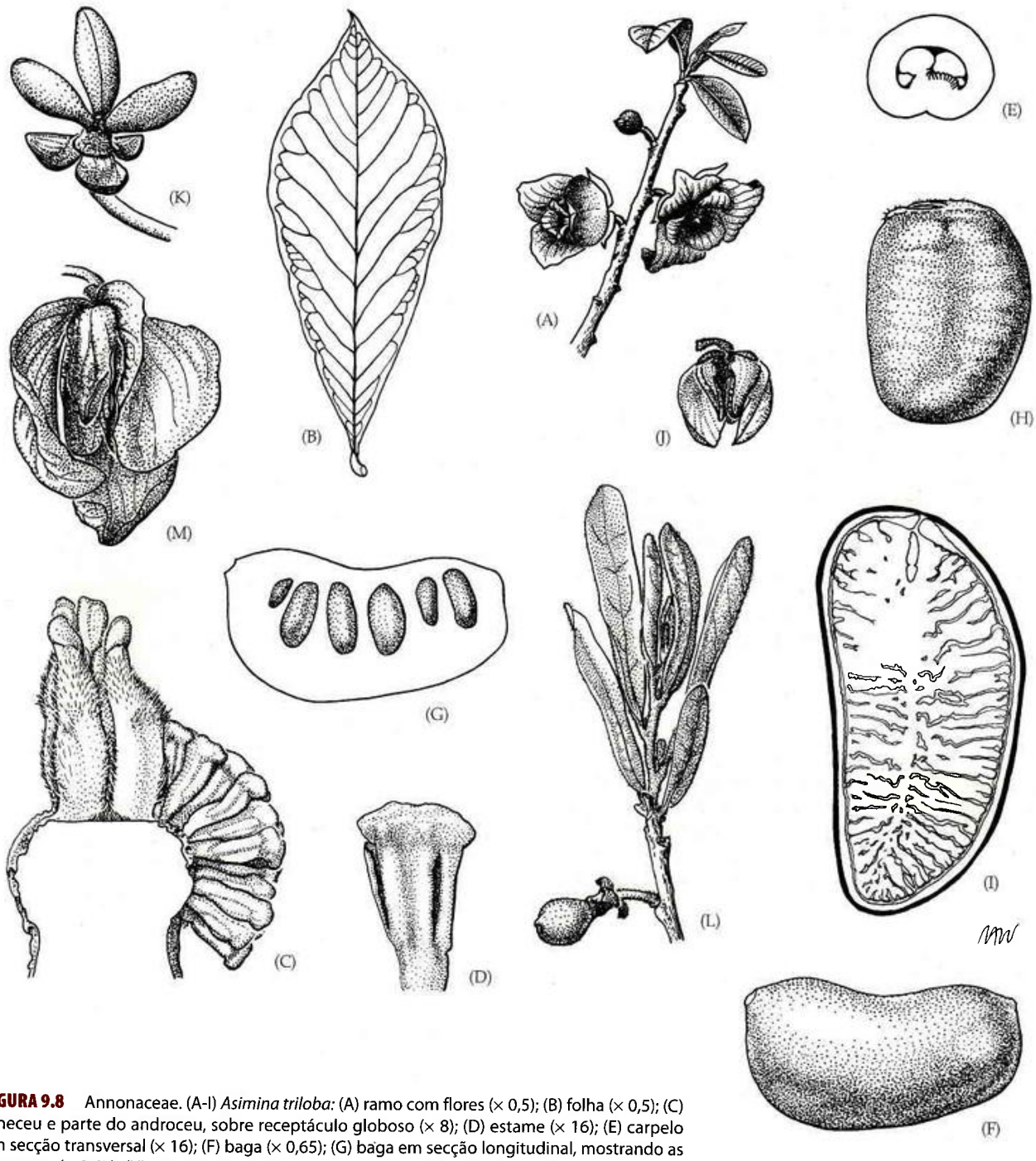


FIGURA 9.8 Annonaceae. (A-I) *Asimina triloba:* (A) ramo com flores (× 0,5); (B) folha (× 0,5); (C) gineceu e parte do androceu, sobre receptáculo globoso (× 8); (D) estame (× 16); (E) carpelo em secção transversal (× 16); (F) baga (× 0,65); (G) baga em secção longitudinal, mostrando as sementes (× 0,65); (H) semente (× 2); (I) semente em secção longitudinal (observe o embrião diminuto e o endosperma ruminado) (× 3). (J-L) *A. incana:* (J) flor com uma pétala externa removida (× 1); (K) frutos em desenvolvimento, observe as sépalas (× 1,5); (L) ramo com fruto jovem (× 1); (M) *A. obovata:* flor, com uma pétala externa removida (× 0,5). (Fonte: Wood 1958, *J. Arnold Arb.* 39: p. 317.)

ples, inteiras, com venação peninérvea, *lâmina com glândulas pelúcidas; estípulas ausentes.* Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a fascículos axilares. *Flores inconspícuas, fragrantes,* **unissexuais (plantas geralmente dióicas),** radiais. **Tépalas** geralmente três, **conatas**, valvadas. *Estames 2 a numerosos,* **filetes conatos em uma coluna ± sólida**; anteras livres ou conatas; grãos de pólen monossulcados a inaperturados. **Um carpelo**, ovário súpero, com placentação ± basal; 1 estigma, freqüentemente bilobado. **Um óvulo**. Nectários ausentes. **Fruto folículo, ± coriáceo, abaxialmente deiscente, expondo uma semente grande e em geral provida de um arilo colorido;** embrião diminuto e *endosperma ruminado.*

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T–(3)–, A(2–∞), G0

Flor carpelada: *, T–(3)–, A0, G1, cápsula carnosa

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais, muito característica de florestas úmidas e baixas.

Gêneros/espécies: 17/370. ***Principais gêneros:*** *Horsfieldia* (100 spp.), *Myristica* (70) e *Virola* (50). Nenhuma espécie é nativa dos Estados Unidos ou do Canadá.

Importância econômica e produtos: as sementes de *Myristica fragrans* são a fonte da noz-moscada. O arilo que cobre estas sementes é utilizado para elaborar uma especiaria denominada macis. Substâncias alucinógenas são obtidas de numerosas espécies de *Virola*. *Virola* e *Staudtia* fornecem madeira.

Discussão: a monofilia de Myristicaceae é sustentada tanto por caracteres moleculares (Soltis et al. 2000) quanto por caracteres morfológicos (ver descrição; Sauquet et al. 2003). A maioria dos gêneros pertence ou a um clado myristicóide (pólen com abertura sulcada, exina columelar e reticulada, p. ex., *Myristica*, *Virola* e *Horsfieldia*) ou a um clado mauloutchióide (pólen com abertura esférica, exina granular ou mista granular/columelar e não-reticulada; p. ex., *Mauloutchia*, *Brochoneura*, *Doyleanthus*); muitos integrantes deste último clado apresentam um androceu com muitas anteras parcialmente separadas (Doyle et al. 2004; Sauquet 2003; Sauquet e Le Thomas 2003; Sauquet et al. 2003).

As flores são polinizadas por insetos, especialmente coleópteros e tripes, e a antese freqüentemente é noturna. Os frutos são dispersos por aves e primatas que são atraídos pelas sementes com arilo (a cor vermelha ou alaranjada do arilo contrasta com a cor preta da semente) e, às vezes, pela parede do fruto (a superfície interna pode ser rósea, branca ou vermelha).

Referências adicionais: Armstrong e Drummond 1986; Howe e Vande Kerckhove 1980; Kuhn e Kubitz-ki 1993; Wilson e Maculans 1967.

Laurales

Lauraceae A. L. de Jussieu
(Família do louro)

Árvores, *arbustos* ou lianas parasíticas (*Cassytha*); *nós unilacunares; com células esféricas esparsas contendo óleos aromáticos (terpenóides aromáticos)*; freqüentemente com taninos; em geral com alcalóides benzil isoquinolínicos ou derivados da aporfina. *Folhas alternas e espiraladas*, ocasionalmente opostas, *mas nunca dísticas*, simples, raramente lobadas, **inteiras**, geralmente com venação peninérvea ou com o par mais basal de nervuras secundárias mais proeminentes e arqueando-se para o ápice e então com venação ± palmada e *com todas as nervuras claramente visíveis, com as superfícies adaxial e abaxial conectadas por tecido lignificado*, lâmina *com glândulas pelúcidas; estípulas ausentes*. Inflorescências determinadas ou axilares e aparentemente indeterminadas. *Flores* bissexuais ou unissexuais (neste caso, plantas ± dióicas), radiais, *com um receptáculo claramente côncavo*, geralmente pequenas, brancas, esverdeadas ou amarelas (Prancha 9.2J). *Tépalas, geralmente 6*; livres ou ligeiramente conatas, imbricadas. *Estames, geralmente 3-12; filetes freqüentemente com pares basais de glândulas* (estaminódios) *que secretam néctar ou perfume*; os três estames mais internos com freqüência estão também modificados neste tipo de estaminódios; *anteras abrindo por 2 ou 4 valvas que se curvam da base para cima e expõem o pólen pegajoso*, com freqüência dimórficas; grãos de pólen sem aberturas e exina reduzida a pequenos espinhos. *Um carpelo; ovário súpero, placentação ± apical*; 1 estigma, capitado, truncado, lobado ou alongado. *Um óvulo*. **Fruto drupa** ou raramente baga unisseminada, em geral associado com o receptáculo carnoso ou lenhoso e persistente (às vezes também com as tépalas), *com freqüência contrastando na cor com o fruto* (p. ex., *fruto com cúpula*; Prancha 9.2H); **embrião grande, com cotilédones carnosos; endosperma ausente** (Figura 9.9).

Fórmula floral:

*, T(-6-), A3–12 + pares de glândulas, G1; drupa

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais, especialmente diversa no Sudeste da Ásia e Norte da América do Sul; característica de florestas tropicais e úmidas.

Gêneros/espécies: 50/2.500. ***Principais gêneros:*** *Litsea* (400 spp.), *Ocotea* (350), *Cinnamomum* (350), *Cryptocarya* (250), *Persea* (200), *Beilschmiedia* (150), *Nectandra* (120), *Phoebe* (100) e *Lindera* (100). Os seguintes gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou Canadá: *Cassytha*, *Cinnamomum*, *Licaria*, *Lindera*, *Litsea*, *Nectandra*, *Persea*, *Sassafras* e *Umbellularia*.

Importância econômica e produtos: a família contém especiarias como o louro (*Laurus nobilis*), a canela (*Cinnamomum verum*), a cânfora (*C. camphora*; Prancha 9.2H) e o sassafrás (*Sassafras albidum*). *Persea americana* (abacate Prancha 9.2) é uma importante frutífera tropical. *Aniba rosaeodora* (pau-rosa) é utilizada em perfumaria. *Beilschmiedia*, *Chlorocardium*, *Ocotea*, *Litsea* e alguns outros gêneros fornecem madeira.

Discussão: Lauraceae pertence à Laurales, uma ordem que contém 7 famílias e cerca de 3.400 espécies; as maiores famílias são Calycanthaceae, **Lauraceae**, Monimiaceae, Siparunaceae e Hernandiaceae. Laurales é claramente monofilética; as sinapomorfias incluem os nós unilacunares, folhas opostas, receptáculo cupuliforme, estaminódios internos, pólen com aberturas esculpidas e alguns detalhes da anatomia das sementes, sendo que algumas destas sinapomorfias se perderam em muitas espécies. A monofilia da ordem é sustentada por análises cladísticas baseadas tanto em caracteres moleculares quanto morfológicos (Doyle e Endress 2000; Hilu et al. 2003; Qiu et al. 1993, 2000, 2005; Renner 1999; Soltis et

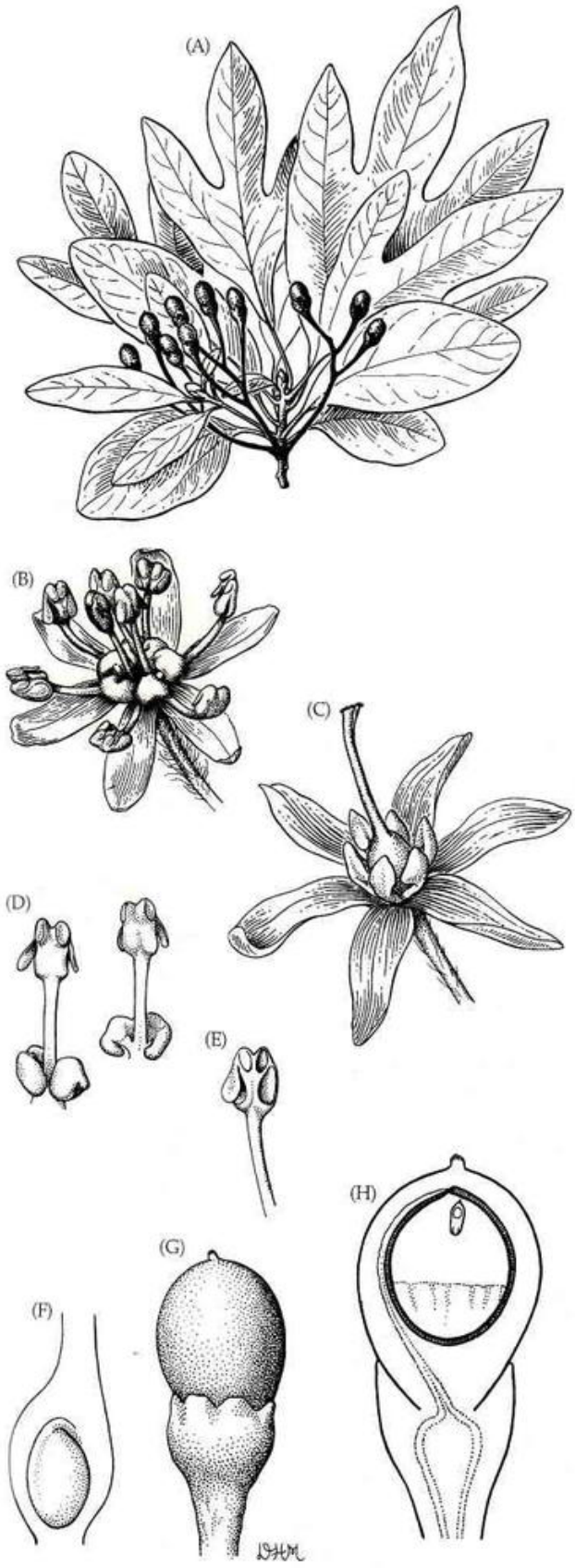


FIGURA 9.9 Lauraceae. *Sassafras albidum*: (A) ramo com frutos (× 0,5); (B) flor estaminada, androceu com nove estames, em três verticilos de três (× 5); (C) flor carpelada, observe os estaminódios (× 5); (D) dois estames do terceiro verticilo, cada um com duas glândulas, observe as anteras com valvas de abertura introrsa e lateral (× 6); (F) ovário em secção longitudinal, com óvulo único e apical (× 10); (G) drupa madura e cúpula (× 3); (H) fruto e cúpula em secção longitudinal, observe o embrião com cotilédones grandes e carnosos (um cotilédone foi removido para mostrar a plúmula e a radícula) (× 4). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p.37.)

al. 2000). Calycanthaceae é provavelmente o grupo-irmão de todas as outras Laurales (Doyle e Endress 2000; Renner e Chanderbali 2000). As outras famílias são sustentadas, em conjunto, por apomorfias adicionais, tais como grãos de pólen inaperturados, com exina fina e espinhosa, estames com pares de glândulas, anteras de deiscência valvar e presença de um único óvulo por carpelo (Donoghue e Doyle 1989; Doyle e Endress 2000; Renner 1999). Dentro deste distinto clado, Siparunaceae (e grupos próximos) formam um clado diferente de Lauraceae + Hernandiaceae + Monimiaceae. Lauraceae parece ser o grupo-irmão de Hernandiaceae (Doyle e Endress 2000), embora estudos moleculares pareçam sustentar uma relação próxima com Monimiaceae (Renner 1999; Renner e Chanderbali 2000). Lauraceae é claramente monofilética (ver descrição e Renner e Chanderbali 2000). Lauraceae difere de Monimiaceae por suas folhas alternas e espiraladas, inteiras (vs. opostas, e serreadas a inteiras) e pela presença de um único carpelo (vs. muitos carpelos). Lauraceae difere de Hernandiaceae no ovário súpero (vs. ovário ínfero) e pelo fruto drupáceo (vs. fruto tipo noz, freqüentemente associado com estruturas acessórias). Siparunaceae foi outrora considerado parte de Monimiaceae e apresenta numerosas apomorfias, tais como anteras bisporangiadas que abrem por uma única fenda, óvulos com um único tegumento e flores fechadas por um "teto" formado pela extrema curvatura do receptáculo (Renner et al. 1997).

Chloranthaceae foi às vezes considerado parte das Laurales (Donoghue e Doyle 1989), mas isso não é sustentado por análises cladísticas baseadas em DNA. Integrantes desta família apresentam flores reduzidas, folhas opostas, de margem geralmente serreada e nós intumescidos, com estípulas invaginantes. Deve ser uma linhagem que divergiu das outras angiospermas, depois de Amborella, Nymphaeaceae e Austrobaileyales ou, possivelmente, o grupo-irmão das magnolídeas como um todo.

Lauraceae tem sido tradicionalmente dividido em duas subfamílias. *Cassytha* é localizado na subfamília monotípica Cassythoideae, com base em numerosas especializações decorrentes do seu hábito de liana parasítica, enquanto todas as outras Lauraceae são localizadas em uma "Lauroideae" parafilética. Rohwer e Rudolf (2005) sugerem que *Hypodaphnis*, o complexo *Cryptocarya* e *Cassytha* são grupos-irmãos sucessivos do resto da família (ver também Rohwer 2000 e Chanderbali 2001, para estudos anteriores).

Na delimitação taxonômica dentro das "Lauroideae" tem se dado muita ênfase a caracteres como anatomia da madeira, número de estames e número de lóculos da antera, persistência e forma das tépalas, morfologia do fruto e da cúpula e estrutura da inflorescência (Burger 1988, Rohwer et al. 1991,

vander Werff 1991; Rohwer 1993a, 1994; van der Werff e Richter 1996). Atualmente três tribos são reconhecidas (ver van der Werff and Richter 1996). Laureae apresenta inflorescências aparentemente racemosas a umbeladas, com brácteas involucrais e anteras introrsas no terceiro verticilo do androceu; inclui *Litsea, Lindera, Laurus, Sassafras* e *Umbellularia*. Perseeae, como *Ocotea, Nectandra, Licaria, Persea, Phoebe* e *Cinnamomum*, inclui plantas com inflorescências cimosas, sem brácteas involucrais e anteras extrorsas no terceiro verticilo do androceu. Estudos moleculares recentes levantam dúvidas sobre a delimitação dessas duas tribos. Por fim, Cryptocaryeae, que inclui *Cryptocarya* e *Beilschmiedia*, é similar a Perseeae, mas as flores laterais nas suas cimas de três flores não são realmente opostas. Cryptocaryeae é provavelmente o grupo-irmão do resto da família (Chanderbali 2001, Rohwer 2000). A identificação de gêneros e espécies é extremamente difícil sem flores e frutos. A delimitação genérica, que com freqüência resulta problemática, é discutida por van der Werff (1991) e Rohwer e colaboradores (1991).

As flores das Lauraceae são polinizadas por insetos, sendo moscas e abelhas os visitantes mais freqüentes. Pares de estaminódios modificados na base dos estames produzem fragrâncias e/ou separam espacialmente os verticilos de estames; às vezes também secretam néctar. Em *Persea americana* a polinização cruzada é promovida por um complicado sistema que envolve dois tipos florais: A e B. Estas flores apresentam dois períodos de abertura em dias sucessivos. Os estigmas das flores A estão receptivos na manhã do primeiro dia e as anteras ficam deiscentes na tarde do segundo dia. Nas flores B, o estigma está receptivo na tarde do primeiro dia e as anteras liberam o pólen na manhã do segundo dia. Todas as flores abertas em uma árvore estarão no mesmo estágio; assim árvores de flores A e B são necessárias para ocorrer a polinização cruzada. Muitas outras espécies de *Persea* (e alguns outros gêneros) apresentam sistemas similares. As drupas são dispersas principalmente por aves, mas mamíferos também podem atuar como dispersores. A cor do fruto e da cúpula costuma ser contrastante, aumentando a atratividade dos frutos.

Referências adicionais: Doyle et al. 1994; Endress and Igersheim 1997; Kubitzki and Kurz 1984; Thorne 1974; Weberling 1988b; Wood 1958.

Canellales

Winteraceae R. Brown ex Lindley
(Família da casca-d'anta)

Árvores ou arbustos; nós trilacunares; **elementos de vaso ausentes**, apenas com traqueídes alongados e finos; *com células esféricas esparsas contendo óleos aromáticos (terpenóides aromáticos).* Pêlos geralmente ausentes. *Folhas alternas e espiraladas,* simples, *inteiras,* com venação peninérvea, lâmina *com glândulas pelúcidas,* estômatos da superfície abaxial geralmente fechados por depósitos de cera; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma única flor, terminal ou axilar. Flores em geral bissexuais, radiais, com um curto receptáculo (Prancha 9.2B). *Sépalas, geralmente 2-4,* livres a conatas, valvadas, às vezes decíduas como um capuz; *pétalas, geralmente 5 a muitas,* livres, imbricadas. *Estames numerosos, livres; filetes ± aplanados a laminares, em geral pouco diferenciados das anteras;* anteras com conectivo às vezes se estendendo além do ápice dos sacos polínicos; **grãos de pólen uniporados, com freqüência liberados como tétrades**. *Carpelos, 1 a muitos,* geralmente livres, em um único verticilo; ovários súperos, com placentação lateral; estigma ± capitado ou estendendo-se para baixo, na superfície adaxial do estilete. Óvulos, 1 a muitos. Nectários geralmente ausentes. *Fruto agregado de folículos ou de bagas,* às vezes tornando-se conatos quando maduros; embrião diminuto e *endosperma homogêneo.*

Fórmula floral:

*, K(2–4), C5–∞, A∞, G1–∞; bagas, folículos

Distribuição e ecologia: Nova Guiné, Austrália, Nova Caledônia (e outras ilhas do Sudeste do Pacífico), Madagascar, América do Sul e México.

Gêneros/espécies: 5/90. ***Principais gêneros:*** *Tasmannia* (40 spp.) e *Bubbia* (30). A família não está representada nos Estados Unidos nem no Canadá, mas *Drimys* ocorre no México. A maioria das espécies ocorre no sub-bosque de florestas úmidas, florestas alto-montanas temperadas ou hábitats brejosos.

Importância econômica e produtos: a casca de *Drimys winteri* (canelo) tem sido utilizada na medicina.

Discussão: Winteraceae e Canellaceae, juntas, constituem as Canellales. Canellaceae difere de Winteraceae por suas flores apresentarem três sépalas, 5 a 12 pétalas, 6 a muitos estames fusionados em um tubo e 2 a 6 carpelos conatos. Potenciais sinapomorfias das Canellales seriam folhas com esclereídes ramificados, nervuras secundárias mais ou menos irregulares, carpelos com um tecido de transmissão dos tubos polínicos bem diferenciados e óvulos com um tegumento externo de apenas 2-4 células de largura; a monofilia do grupo é sustentada tanto por estudos moleculares (Hilu et al. 2003; Qiu et al. 1999, 2000, 2005; Soltis et al. 2000; Zanis et al. 2002, 2003) quanto morfológicos (Doyle e Endress 2000). O grupo é caracterizado pelos alcalóides derivados da aporfina, nós trilacunares, e plastídios dos tubos crivados com amido, cristalóides de proteína e/ou fibras. Canellales é provavelmente grupo-irmão das Piperales, embora algumas análises filogenéticas as localizem como grupo-irmão das Magnoliales (Doyle e Endress 2000; Graham e Olmstead 2000; Mathews e Donoghue 2000; Qiu et al. 2000, 2005); a relação de grupo-irmão das Piperales é hoje aceita como a opção mais provável.

As relações filogenéticas dentro das Winteraceae têm sido estudadas por meio de análises cladísticas baseadas em morfologia (Vink 1988) e seqüências de DNA nuclear (Karol et al. 2000; Suh et al. 1993). Caracteres morfológicos e de DNA sustentam uma relação próxima entre os gêneros *Zygogynum, Exospermum, Belliolum e Bubbia*. Vink (1988) trata este

grupo como *Zygogynum* s.l. No entanto, Suh e colaboradores (1993) mantiveram *Bubbia*, a quem eles consideram como grupo-irmão do clado *Zygogynum-Exospermum-Belliolum*. *Drimys* apresenta uma auto-apomorfia pouco usual: uma superfície estigmática reduzida e mais ou menos capitada. *Tasmannia* é provavelmente o grupo-irmão de todos os gêneros supracitados, uma hipótese sustentada por seqüências de DNA ribossomal e número cromossômico baixo. Finalmente, *Takhtajania* é provavelmente grupo-irmão de todos os outros gêneros da família.

A falta de elementos de vaso em Winteraceae tem sido considerada uma condição ancestral que foi retida (ver a discussão em Bailey e Nast 1945; Cronquist 1981, 1988; Thorne 1974), uma conclusão que é, no entanto, muito pouco parcimoniosa (Doyle e Endress 2000; Young 1981).

As flores de Winteraceae costumam apresentar tamanho de pequeno a médio e uma corola esbranquiçada e delicada (Prancha 9.2B); são polinizadas por vários tipos de insetos, especialmente pequenos coleópteros, tripes, mariposas primitivas e moscas. O pólen é a principal recompensa para os polinizadores, mas, em algumas espécies, fluidos produzidos pelo estigma ou glândulas estaminais funcionam também como recompensas. Algumas espécies de *Tasmannia* são polinizadas pelo vento. Muitas espécies são auto-incompatíveis. As espécies com fruto tipo baga são dispersas por vertebrados.

Referências adicionais: Doyle et al. 1990,1994; Feild et al. 2000; Gottsberger 1988; Gottsberger et al. 1980; Keng 1993; Thien 1980; Thorne 1974; Vink 1993.

Piperales

As Piperales são aqui circunscritas de modo amplo, incluindo 5 famílias; duas, Piperaceae e Aristolochiaceae, são aqui tratadas. A monofilia da ordem é fortemente sustentada por análises filogenéticas baseadas em seqüências de DNA (Barkman et al. 2000; Graham e Olmstead 2000; Hilu et al. 2003; Mathews e Donoghue 2000; Nickrent et al. 2002; Qiu et al. 1999, 2000, 2005; Soltis et al. 2000; Zanis et al. 2003) e morfologia (Doyle e Endress 2000). Possíveis sinapomorfias morfológicas seriam a presença de folhas dísticas, pecíolo invaginante e a presença de um único profilo adaxial. Estas plantas também são caracterizadas pela presença de nós intumescidos, feixes vasculares livres, com freqüência formando lenho com raios largos e elementos de vaso com perfurações simples. Trata-se de ervas ou plantas sublenhosas, com alcalóides benzil isoquinolínicos ou derivados da aporfina, com folhas com venação freqüentemente palmada e flores mais ou menos trímeras. As flores trímeras, bem como os plastídios dos tubos crivados semelhantes aos das monocotiledôneas que aparecem em algumas Aristolochiaceae, podem sugerir uma afinidade com as monocotiledôneas (Dahlgren e Clifford 1982; Donoghue and Doyle 1989; Doyle e Endress 2000; Jaramillo et al. 2004). No entanto, a ordem é aqui mantida dentro do clado das magnolídeas.

Dentro das Piperales, é evidente que as Piperaceae são mais próximas das Saururaceae (uma pequena família de 4 gêneros e 6 espécies). As duas famílias formam um clado que é sustentado por caracteres como estômatos tetracíticos, inflorescência terminal, indeterminada e do tipo espiga, uma sutil simetria floral bilateral, grãos de pólen diminutos, óvulos ortótropos, semente com perisperma como tecido nutritivo e peculiaridades ontogênicas e anatômicas de flores e sementes (Donoghue e Doyle 1989; Doyle e Endress 2000; Doyle et al. 1994; Igersheim e Endress 1998; Tucker et al. 1993). O clado Piperaceae + Saururaceae é também fortemente sustentado por análises cladísticas baseadas em seqüências de DNA (Doyle et al. 1994; Mathews e Donoghue 2000; Qiu et al. 1993, 2000; Soltis et al. 1997, 2000; Zimmer et al. 1989). As Aristolochiaceae são mais próximas às Lactoridaceae e Hydnoraceae (ver discussão em Aristolochiaceae).

Referência adicional: González and Rudall 2001.

Piperaceae Giseke
(Família da pimenta-do-reino)

Ervas ou arvoretas, às vezes epifíticas; *nós freqüentemente ± intumescidos ou geniculados*; elementos de vaso com perfurações geralmente simples; **caule com feixes vasculares esparsos ou formando mais de um anel**; *com células esféricas contendo óleos aromáticos*; freqüentemente com alcalóides. Pêlos simples. Folhas geralmente alternas ou espiraladas, às vezes opostas, simples, inteiras, com venação palmada a peninérvea, *com glândulas pelúcidas*; estípulas ausentes ou adnatas ao pecíolo (e este último às vezes abraça o caule). Inflorescências indeterminadas, em formato de *espigas grossas*, **densamente cobertas por flores pequenas**, terminais ou axilares, com freqüência deslocadas a uma posição oposta à folha devido ao crescimento de um ramo axilar (Prancha 9.2E). **Flores** unissexuais ou bissexuais (plantas monóicas ou dióicas), apa-

Chave para as Principais Famílias de Piperales

1. Flores diminutas, sem perianto, ± congestas em espigas grossas; ovário súpero, placentação basal, com único óvulo; fruto drupa; caule com feixes vasculares primários esparsos ou formando mais de um anel . . . . . **Piperaceae**

1. Flores conspícuas, com um perianto composto por 3 sépalas vistosas conatas, às vezes também com 3 pétalas, não em espigas; ovário ínfero ou semi-ínfero; placentação axial ou parietal, com placentas intrusivas; fruto cápsula septicida ou agregado de folículos; caule com feixes vasculares primários formando um único anel . . . . . **Aristolochiaceae**

rentemente radiais, **inconspícuas, cada uma com uma larga bráctea triangular a peltada**. *Perianto ausente*. Estames, 1-10, com freqüência 6; filetes geralmente livres; grãos de pólen monossulcados ou sem aberturas. **Carpelos, 1-4, conatos**, ovário súpero, *com placentação basal*; estigmas, 1-4, capitados, lobados ou pilosos. **Um óvulo por gineceu**, ortótropo, com 1 ou 2 tegumentos. Nectários ausentes. **Fruto geralmente do tipo drupa**; endosperma escasso, substituído pelo perisperma (Figura 9.10).

Fórmula floral:

*, T-0-, A1–10, G(1–4); drupa

Distribuição e ecologia: amplamente distribuídas em regiões tropicais e subtropicais. Espécies de *Peperomia* são epífitos freqüentes em florestas úmidas.

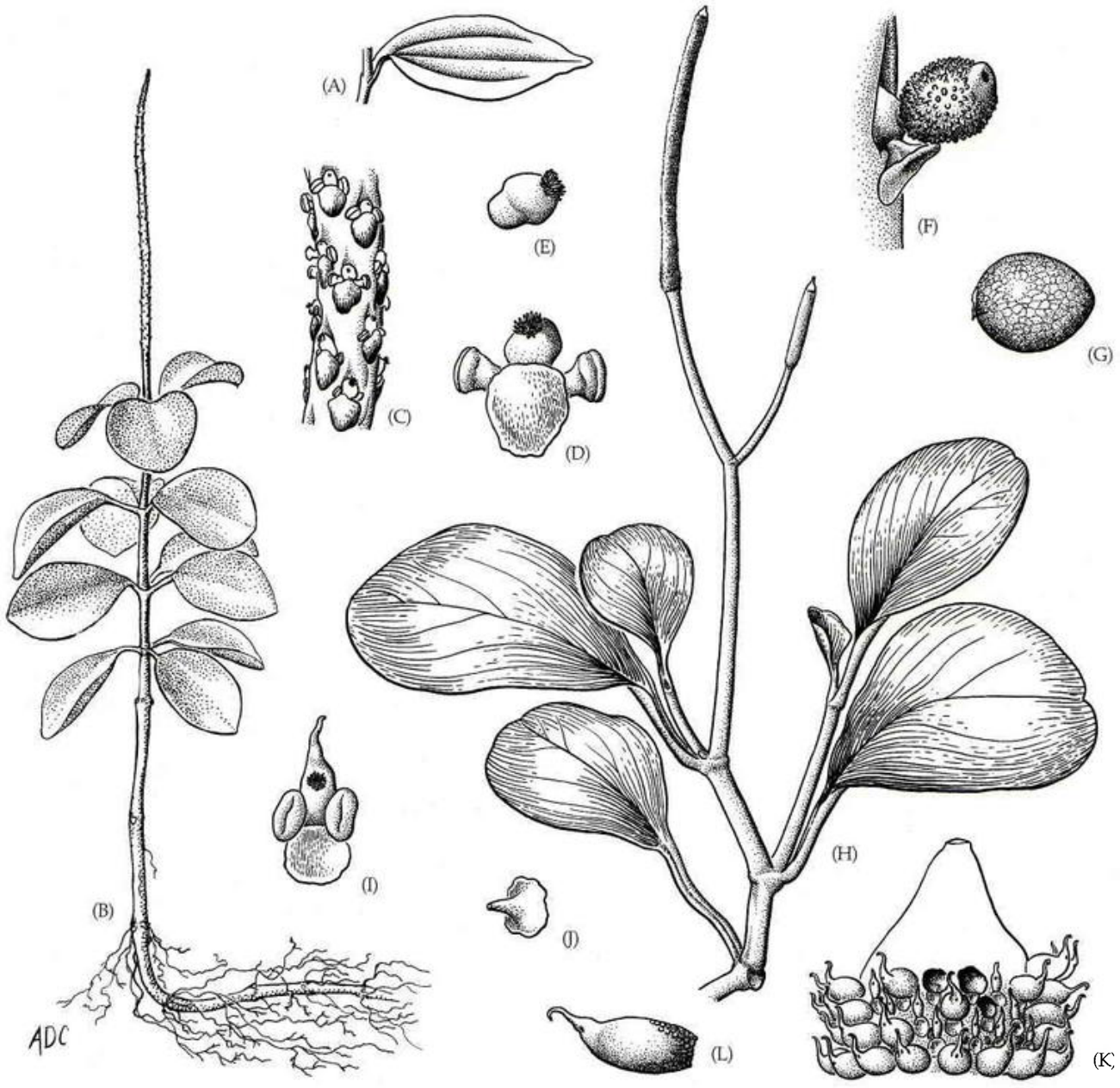


FIGURA 9.10 Piperaceae. (A) *Peperomia glabella*: folha (× 0,75). (B-G) *P. humilis:* (B) planta com inflorescência (× 0,15); (C) parte da inflorescência (× 27); (D) flor com bráctea, mostrando o gineceu e 2 estames (× 27); (E) gineceu (× 27); (F) parte de uma espiga, com drupa madura (× 18); (G) endocarpo de drupa (× 27). (H-L) *P. obtusifolia:* (H) ramo com inflorescência (× 0,75); (I) flor com bráctea, mostrando o gineceu e dois estames (× 27); (J) bráctea (× 27); (K) ápice de espiga, com frutos parcialmente maduros, três deles removidos para mostrar a imersão da base do fruto no tecido do eixo. O ápice com flores não desenvolvidas é mostrado apenas esquematicamente (× 9); (L) drupa madura, mostrando ápice em forma de gancho e a posição do estigma. (Fonte: Borstein 1991, *J. Arnold Arbor. Suppl. Ser.* 1, p. 359.)

Gêneros/espécies: 6/2.020. ***Principais gêneros:*** *Peperomia* (1.000 spp.) e *Piper* (1.000). Ambos os gêneros ocorrem nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: os frutos de *Piper nigrum* fornecem a pimenta-do-reino, uma das especiarias mais importantes e antigas. As folhas de *Piper betle* (pimenta betel) são mastigadas (junto com, entre outras coisas, frutos de *Areca catechu*, a noz de betel) e apresentam um efeito ligeiramente estimulante. Algumas espécies de *Piper* são usadas na medicina. Muitas espécies de *Peperomia* apresentam uma folhagem atrativa e são cultivadas como ornamentais.

Discussão: as Piperaceae são claramente monofiléticas (Tucker et al. 1993). Além das sinapomorfias supracitadas, o gametófito feminino é pouco usual, pois deriva dos quatro produtos da meiose do megásporo. Saururaceae pode ser facilmente separada de Piperaceae com base nos seus 2-10 óvulos por carpelo e presença de estiletes livres (e freqüentemente carpelos livres, ambas plesiomorfias); contudo, Saururaceae deve ser monofilética (Tucker et al. 1993).

Dentro de Piperaceae, *Zippelia* é o grupo-irmão das espécies restantes, as quais formam um clado sustentado pela redução para três carpelos e pela presença de estigmas capitados (Tucker et al. 1993). A relação entre os outros gêneros é problemática. *Piper* (aqui circunscrito amplamente, incluindo *Macropiper* e *Pothomorphe*) é extremamente diverso no que tange a posição da inflorescência (terminal ou axilar), a estrutura (espigas ou racemos solitários ou agregados), a expressão sexual (bissexual ou unissexual, e portanto, plantas dióicas) e o número de estames. Análises cladísticas recentes baseadas em ITS nrDNA sustentam o reconhecimento de três grandes clados: espécies do Pacífico Sul, espécies asiáticas e espécies neotropicais (Jaramillo e Manos 2001). *Peperomia* apresenta numerosas apomorfias, tais como a presença de um único carpelo, 2 estames uniloculares, um gametófito feminino 16 nucleado (vs. 8 núcleos nos outros gêneros), óvulos com um único tegumento, grãos de pólen geralmente pequenos e inaperturados, hábito herbáceo e folhas suculentas.

As pequenas flores das Piperaceae provavelmente são polinizadas por insetos, porém são necessários mais trabalhos na biologia floral desta família*. A polinização cruzada deve predominar devido à presença de protoginia. As drupas de *Piper* são dispersas por aves e morcegos, enquanto as de *Peperomia* são pegajosas e devem ser carregadas externamente por animais.

Referências adicionais: Borstein 1991; Semple 1974; Tebbs 1993; Thorne 1974; Wood 1971.

Aristolochiaceae A. L. de Jussieu
(Família do cipó milhomens)

Ervas, lianas ou ocasionalmente arbustos; com células esféricas contendo óleos aromáticos; **com ácido aristolóquico (composto pungente, amarelado e nitrogenado)** ou alcalóides. Pêlos simples. *Folhas alternas e espiraladas*, simples, às vezes lobadas, *inteiras, com venação palmada e glândulas pelúcidas;* estípulas geralmente ausentes. Inflorescência variada. Flores bissexuais, radiais a bilaterais. *Sépalas, 3*, **conatas**, *com freqüência bilaterais, tubulosas ou em formato de S ou de cachimbo, delimitando um limbo amplo 1 a 3-lobado*, **vistoso** e variegado, ou valvadas e decíduas (livres e verde em *Saruma*). Pétalas geralmente ausentes ou vestigiais, mas presentes e bem desenvolvidas em *Saruma*, livres, amarelas e imbricadas. Estames, geralmente 6-12, filetes livres, **ligeira ou fortemente adnatos ao estilete**; grãos de pólen geralmente sem aberturas (monossulcados em *Saruma*). Carpelos, 4-**6**, conatos (livres em *Saruma*), com freqüência retorcidos durante o desenvolvimento; **ovário/ovários semi-ínferos**, *ínferos nos taxa mais derivados*, com placentação axial ou parietal com placentas intrusivas; estigmas, 4-6, geralmente lobados e expostos. **Óvulos numerosos**. Nectários presentes na forma de pêlos glandulares no tubo do cálice. *Fruto cápsula septicida* (agregado de folículos em *Saruma*), geralmente pêndula e abrindo desde a base; sementes aplanadas, aladas ou associadas com tecidos carnosos; **com as células internas da testa com abundantes cristais de oxalato e tégmen com três camadas de fibras perpendiculares** (Figura 9.11).

Fórmula floral:

* ou X, K③, C3 ou 0, A6–12, G–(4–6)–; cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuídas em regiões tropicais e temperadas.

Gêneros/espécies: 7/460. ***Principais gêneros:*** *Aristolochia* (370 spp.) e *Asarum* (70). Ambos os gêneros ocorrem nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Asarum* (incluindo *Hexastylis*) e *Aristolochia* (incluindo *Isotrema* e *Pararistolochia*) são cultivadas como plantas ornamentais pelas suas flores incomuns e folhas variegadas (Prancha 9.2D). Algumas espécies de *Aristolochia* são utilizadas na medicina.

Discussão: algumas análises baseadas em seqüências de DNA indicam que Aristolochiaceae é parafilética, e que *Lactoris* (Lactoridaceae) estaria nela contido (ver Qiu et al. 2000; Soltis et al. 2000), mas a família é aqui considerada monofilética com base nas suas sépalas conatas, estames mais ou menos adnatos ao gineceu, geralmente 6-carpelado, ovário mais ou menos ínfero, compostos químicos peculiares e anatomia da testa da semente. As Hydnoraceae (aclorofiladas, parasitas de raízes) apresentam flores sintépalas que emergem das raízes do hospedeiro e devem ser proximamente relacionadas às Aristolochiaceae (Nickrent et al. 2002).

Thorne (1992) e Huber (1993) dividiram Aristolochiaceae em Asaroideae, incluindo *Asarum* e *Saruma*, que são ervas perenes com flores radiais e estames livres ou levemente adnatos ao gineceu, e Aristolochioideae, incluindo *Aristolochia*, que são lianas a subarbustos com flores geralmente bilate-

* N. de T. Existem trabalhos detalhados publicados sobre o assunto; veja, por exemplo, o de Figueiredo e Sazima (2000), em *Annals of Botany* 85: 455-460.

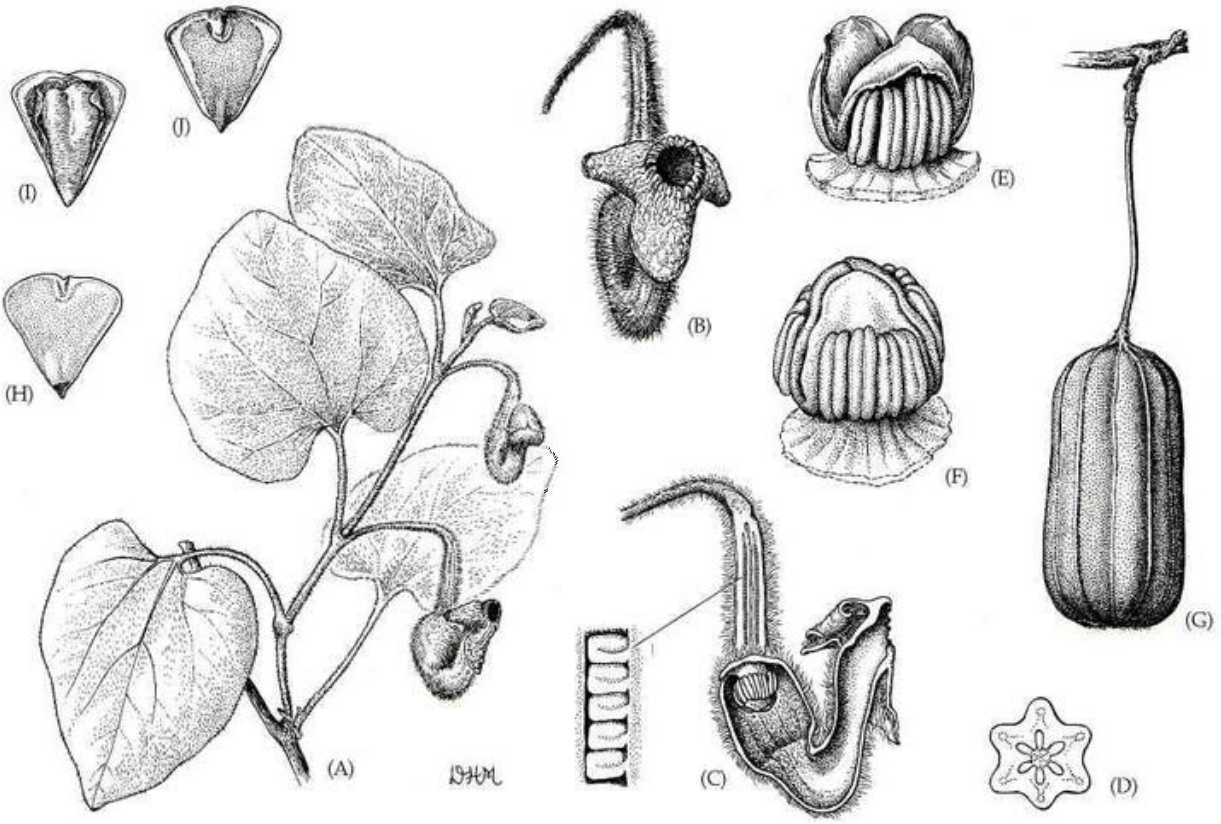


FIGURA 9.11 Aristolochiaceae. *Aristolochia tomentosa:* (A) ramo com flor e botão (× 0,5); (B) flor (× 1); (C) flor com metade do perianto e ovário removidos e detalhe dos óvulos em um único lóculo (× 1); (D) ovário em secção transversal (× 3); (E) estigma receptivo, em flor recém-aberta (× 4); (F) estigmas no momento da liberação do pólen (mas anteras mostradas como fechadas), agora curvados para dentro (× 4); (G) fruto (× 1); (H) semente, face dorsal (× 1,5); (I) semente, face ventral, com funículo lenhoso (× 1,5); (J) semente, face ventral, com funículo lenhoso removido (× 1,5). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 21.)

rais nas quais os estames estão fortemente adnatos ao estilete. As subfamílias são aparentemente monofiléticas (Kelly e González 2003).

As flores de Aristolochiaceae são polinizadas principalmente por moscas. *Aristolochia* apresenta elaboradas flores tipo armadilha, com um cálice muito elaborado (Prancha 9.2D). As moscas são atraídas para as flores devido à sua coloração apagada e variegada e pelo seu odor frutado a fétido. Néctar é secretado por pêlos glandulares na base do tubo do cálice, funcionando como recompensa aos polinizadores. Moscas carregando pólen são retidas na região inflada do tubo calicino, que só pode ser acessada através de uma entrada estreita, coberta de pêlos retrorsos que impedem a saída dos insetos. Durante a primeira fase floral, os estigmas, no topo do gineceu, estão receptivos e as anteras estão ainda fechadas. Depois da polinização, os estigmas murcham e ficam eretos, expondo as anteras que agora estão deiscentes. As moscas se sujam com pólen e poderão deixar as flores, pois os pêlos retrorsos que fechavam a entrada caíram. As sementes de *Aristolochia* são caracteristicamente aplainadas e são dispersas pelo vento que as retira das cápsulas pêndulas, em forma de cesta, embora algumas espécies sejam dispersas pela água ou apresentem sementes pegajosas que podem ser externamente transportadas por animais; algumas poucas espécies apresentam frutos carnosos, que são dispersos por vertebrados. A dispersão por formigas é freqüente em espécies herbáceas (p. ex., *Asarum*) cujas sementes apresentam estruturas do tipo arilo.

Referências adicionais: Faegri and van der Pijl 1980; Kelly 1997.

UM CLADO DE POSIÇÃO INCERTA

Ceratophyllales

Ceratophyllaceae S. F. Gray
(Família do *Ceratophyllum*)

Ervas submersas, aquáticas, sem raízes, mas freqüentemente com caules incolores semelhantes a raízes ancorando a planta; caule com uma única faixa vascular, com canais de ar centrais rodeados por células alongadas contendo amido; com taninos. Folhas verticiladas, simples, geralmente **dicotomicamente partidas**, inteiras a serreadas,

sem estômatos e cutícula; estípulas ausentes. **Inflorescências de flores solitárias e axilares. Flores unissexuais (plantas monóicas),** *radiais, inconspícuas,* **com um verticilo de 7 a muitas brácteas** (possivelmente tépalas). *Estames 10 a numerosos,* livres, filetes não claramente diferenciados da antera; anteras com conectivo estendendo-se além dos sacos polínicos e formando 2 dentes proeminentes; **grãos de pólen sem aberturas, com exina reduzida, formando tubos polínicos ramificados. Carpelo único,** ovário súpero, **com placentação mais ou menos apical;** estigma alongado, estendendo-se ao longo de um lado do estilete. Um óvulo por carpelo, **ortótropo, com 1 tegumento.** Nectários ausentes. **Fruto aquênio, com 2 ou mais projeções e o estilete persistente; semente com testa mais ou menos obliterada; endosperma ausente.**

Fórmula floral:
Flor estaminada: *, T-7–∞-, A10–∞, G0
Flor carpelada: *, T-7–∞-, A0, G1; aquênio

Distribuição e ecologia: cosmopolitas, formando massas flutuantes em corpos de água doce.

Gênero/espécies: 1/6. ***Gênero:*** *Ceratophyllum.*

Importância econômica e produtos: *Ceratophyllum* é ecologicamente importante, pois fornece proteção para alevinos. Folhas e frutos são itens importantes na alimentação de aves migratórias. Às vezes pode se tornar uma praga, obstruindo cursos d'água.

Discussão: esta família possui numerosas adaptações para seu modo de vida aquático e apresenta um registro fóssil que se estende desde o Cretáceo Inferior, sendo um táxon antigo e peculiar, de afinidades incertas. Na análise cladística de Chase e colaboradores (1993), baseada em seqüências de *rbcL*, aparece como grupo-irmão do resto das angiospermas. No entanto, em análises moleculares mais recentes, a família aparece como grupo-irmão das monocotiledôneas (Graham e Olmstead 2000; Qiu et al. 2000), como grupo-irmão das eudicotiledôneas (Soltis et al. 2000; Hilu et al. 2003; Graham et al. 2006) ou como grupo-irmão de todas as angiospermas, exceto o Grado ANITA (Matthews 2006).

As seis espécies de *Ceratophyllum* são muito variáveis e taxonomicamente difíceis. As relações dentro da família se baseiam nas folhas e frutos. As inconspícuas flores de Ceratophyllaceae são submersas e o pólen é disperso por correntes de água, assim como os aquênios, embora a dispersão por aves também aconteça. O estilete persistente e apêndices dos pequenos frutos os aderem ao substrato ou à vegetação. A reprodução vegetativa por fragmentação é freqüente.

Referências adicionais: Cronquist 1981; Dahlgren 1989; Dilcher 1989; Endress 1994a; Les 1988,1989,1993; Les et al. 1991; Thorne 1974; Wood 1959a.

MONOCOTILEDÔNEAS

As monocotiledôneas são consideradas monofiléticas com base no seu hábito herbáceo, nas folhas com venação paralela e bainha, no embrião com um único cotilédone, nos plastídios das células crivadas com muitos cristais de proteína em formato cuneado, nos caules com feixes vasculares esparsos, no sistema radicular adventício e nas flores pentacíclicas e trímeras. Células crivadas com plastídios contendo muitos cristais de proteína também ocorrem em algumas Aristolochiaceae (*Saruma* e *Asarum*), enquanto feixes vasculares esparsos e raízes adventícias também ocorrem nas Nymphaeaceae e em algumas Piperaceae. Muitas monocotiledôneas apresentam folhas com venação peninérvea a palmada e um claro padrão reticulado (ver Chase et al. 1995b; Dahlgren et al. 1985), mas essas são provavelmente reversões associadas com o hábitat em florestas sombreadas ou de sub-bosque (Givnish et al. 2005). Além disso, as folhas da maior parte das monocotiledôneas, inclusive aquelas com lâmina e pecíolo bem desenvolvido, são formadas quase completamente a partir da região basal do primórdio foliar, enquanto as folhas das não-monocotiledôneas derivam principalmente da região apical desse primórdio. As monocotiledôneas tipicamente apresentam pólen monossulcado, provavelmente uma retenção de um caráter ancestral nas angiospermas. É notável que as monocotiledôneas nunca apresentem folhas glandular-serreadas; quando ocorrem dentes, eles são mais ou menos espinhosos (como nas Ceratophyllaceae).

A monofilia das monocotiledôneas é sustentada por caracteres de DNA e morfologia (Bharathan e Zimmer 1995; Chase 2004; Chase et al. 1993, 1995a,b, 2000, 2006; Davis et al. 2004; Graham et al. 2006; Hilu et al. 2003; Savolainen et al. 2000a; Stevenson e Loconte 1995; Soltis et al. 1997, 2000, 2005). A diversidade taxonômica das monocotiledôneas é apresentada em detalhe por Kubitzki (1998a,b).

Dentre as monocotiledôneas, as Acoraceae (Bogner e Mayo 1998; Bogner e Nicolson 1991; Grayum 1987, 1990) são provavelmente o grupo-irmão do resto do agrupamento (Chase 2004; Chase et al. 1993, 1995b, 2006; Graham et al. 2006). Elas são ervas de áreas brejosas com folhas estreitas e equitantes; com flores pequenas e bissexuais com seis tépalas, seis estames, e dois ou três carpelos fusionados, dispostas em grossas inflorescências espiciformes; e frutos do tipo baga. *Acorus* apresenta um conjunto de caracteres que são plesiomórficos nas monocotiledôneas, incluindo talvez a presença de óleos aromáticos (em células esféricas especializadas), de onde deriva o nome comum desse grupo, "bandeira-doce".

Alismatales

Análises cladísticas de DNA nuclear e de cloroplasto (Chase et al. 1993, 1995b, 2000, 2006; Duvall et al. 1993; Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1988; Soltis et al. 2000) sustentam a monofilia das Alismatales, como também o fazem algumas possíveis sinapomorfias morfológicas, tais como a presença de escamas diminutas no caule, a presença de pêlos glandulares dentro das bainhas, nos nós, anteras extrorsais e a presença de um embrião verde e bem desenvolvido (Dahlgren e

Rasmussen 1983; Dahlgren et al. 1985; Stevenson e Loconte 1995). Araceae é o grupo-irmão das famílias restantes da ordem, que partilham a presença de sementes sem endosperma e pêlos radiculares mais curtos que as outras células epidérmicas. Todos os integrantes deste subclado ocorrem em áreas brejosas ou em ambientes aquáticos.

Dois grandes clados são reconhecidos dentro deste clado aquático, sendo que estes grupos provavelmente divergiram muito cedo na evolução das monocotiledôneas. O primeiro clado contém Alismataceae, Hydrocharitaceae e Butomaceae, e é sustentado por apomorfias como perianto diferenciado em sépalas e pétalas, mais de seis estames e/ou mais de três carpelos (um aumento secundário) e óvulos esparsos sobre a superfície interna dos lóculos. As principais famílias do segundo clado são Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Zosteraceae, Posidoniaceae e Cymodoceaceae. Esse grupo é diagnosticado como base no pólen que geralmente carece de aberturas e exina (Dahlgren e Rasmussen 1983; Cox e Humphries 1993). Plantas marinhas evoluíram dentre as Hydrocharitaceae e mais de duas vezes nas famílias Zosteraceae e Cymodoceaceae, Ruppiaceae e Posidoniaceae (Les et al. 1997a).

Alismatales contém cerca de 14 famílias e cerca de 3.320 espécies; as famílias mais numerosas são **Araceae, Alismataceae, Hydrocharitaceae,** Butomaceae, **Potamogetonaceae,** Ruppiaceae, Zosteraceae, Posidoniaceae, Cymodoceaceae e Tofieldiaceae.

Araceae A. L. de Jussieu
(Família do copo-de-leite)

Ervas aquáticas a terrestres, freqüentemente com rizomas ou cormos, lianas com raízes aéreas, epífitas, ou aquáticas flutuantes, e, neste último caso, com partes vegetativas muito reduzidas e ± talóides; com **rafídeos** *de oxalato de cálcio presentes em células especializadas e compostos químicos associados que causam irritação da boca e garganta se ingeridos;* compostos cianogênicos freqüentemente presentes e às vezes com alcalóides; com freqüência com laticíferos, canais de mucilagem, canais resiníferos e látex aquoso ou leitoso. Pêlos simples, porém muitas vezes ausentes. *Folhas alternas e espiraladas ou dísticas,* às vezes basais, geralmente simples, *lâminas em geral bem desenvolvidas,* às vezes fortemente lobadas, compostas pinadas a palmadas, geralmente inteiras, com venação paralela, peninérvea, ou palmada, invaginantes na base; estípulas ausentes, mas pêlos glandulares ou pequenas escamas às vezes presentes no nó, na parte interna da bainha. **Inflorescências indeterminadas,** em geral terminais, **formando uma espiga de pequenas flores congestas sobre um eixo carnoso (o espádice), que pode carecer de flores na região apical e que é subtendido por uma grande bráctea de aspecto foliáceo ou petalóide (a espata),** mas reduzidas em gêneros aquáticos flutuantes. Flores bissexuais a unissexuais (plantas geralmente monóicas), radiais, **sem brácteas individuais.** Tépalas,

Chave para as Principais Famílias de Alismatales

1. Flores sobre um eixo carnoso, o espádice rodeado ou associado com uma bráctea foliácea, a espata; plantas de hábitats variados . . . . . **Araceae**
1. Flores não em espádice; plantas aquáticas ou de brejos 2
2. Perianto com sépalas e pétalas 3
2. Perianto de tépalas ou ausente 5
3. Ovário ínfero; carpelos conatos; frutos bagas. . . . . **Hydrocharitaceae**
3. Ovário súpero; carpelos ± livres; frutos folículos ou aquênios. 4
4. Grãos de pólen monossulcados; laticíferos ausentes e seiva aquosa; frutos folículos; embrião reto . . . Butomaceae
4. Grãos de pólen geralmente 4-multiporados ou ocasionalmente sem aberturas; laticíferos presentes e seiva leitosa; frutos aquênios ou folículos; embrião curvado . . . . . **Alismataceae**
5. Grãos de pólen globosos ou elipsóides; plantas de água doce, alcalina ou salobra 6
5. Grãos de pólen filamentosos; plantas marinhas 8
6. Flores bissexuais 7
6. Flores unissexuais . . . . . Zannichelliaceae
7. Dois estames, cada um com um pequeno apêndice; carpelos sobre estípites longos . . . . . Ruppiaceae
7. Quatro estames, cada um com um apêndice grande; carpelos sésseis . . . . . **Potamogetonaceae**
8. Flores bissexuais; 3 estames; 1 carpelo . . . . . Posidoniaceae
8. Flores unissexuais; 1 ou 2 estames; 2 carpelos 9
9. Carpelos livres; 2 estames, conatos . . . . . Cymodoceaceae
9. Carpelos conatos; 1 estame . . . . . Zosteraceae

geralmente 4-6 ou ausentes, livres ou conatas, inconspícuas e com freqüência carnosas, valvadas ou imbricadas. Estames, 1-6 (-12); filetes livres a conatos; anteras às vezes abrindo por poros, livres a conatas; grãos de pólen variados. Carpelos, geralmente 2-3, conatos; ovário geralmente súpero, placentação variada; um estigma, pontuado ou capitado. Óvulos, 1 a numerosos, anátropos a ortrótopos. Nectários ausentes. *Fruto geralmente baga*, mas ocasionalmente utrículo, drupa ou do tipo noz; endosperma às vezes ausente (Figura 9.12).

Fórmula floral:

*, T-4-6- ou-0-, A1–6, G(1–3); baga, utrículo

Distribuição e ecologia: cosmopolitas, porém mais numerosas em regiões tropicais e subtropicais; muito comuns em florestas tropicais e em áreas brejosas.

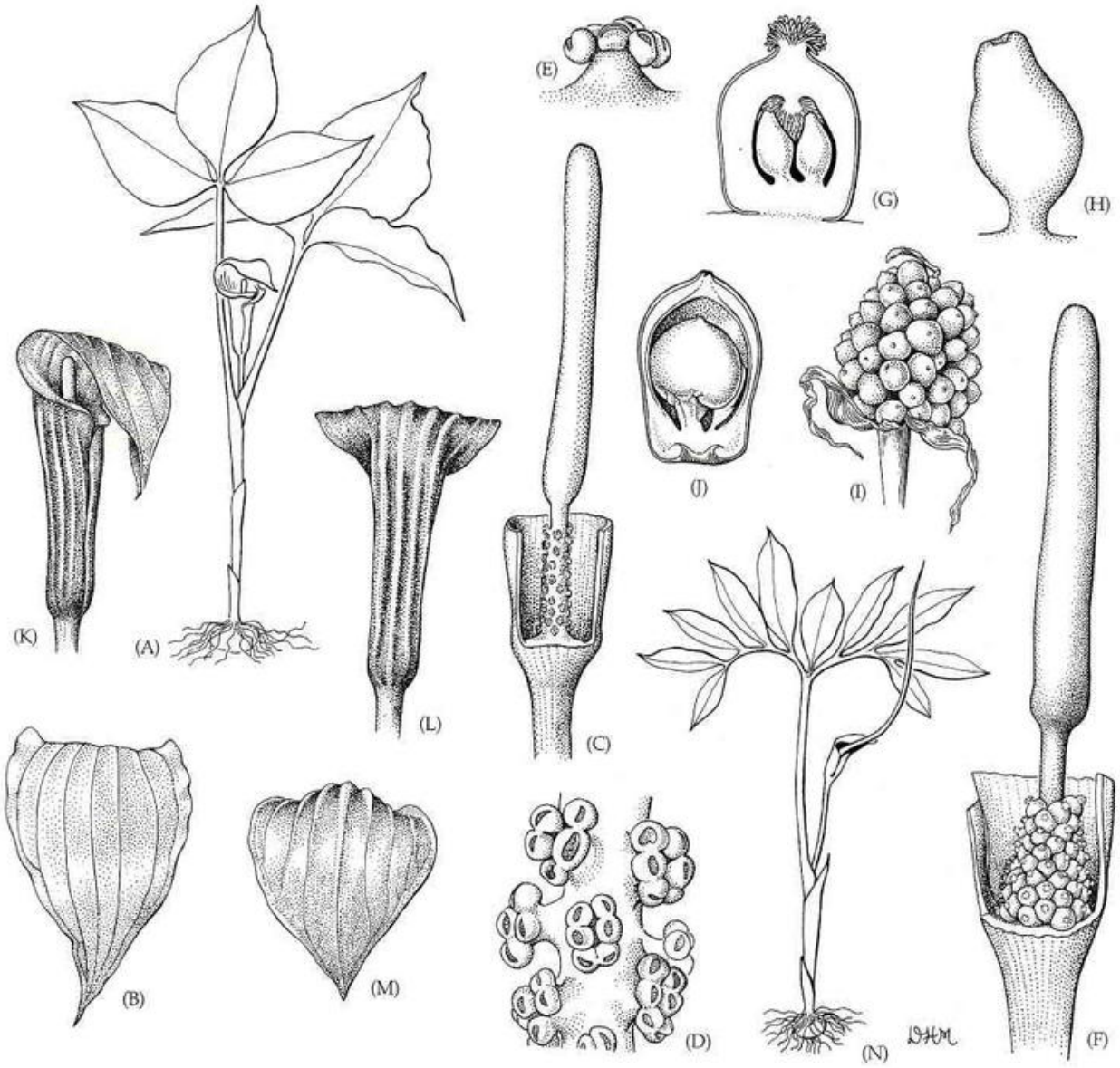


FIGURA 9.12 Araceae. (A-J) *Arisaema triphyllum:* (A) hábito (× 0,2); (B) espata, vista apical (× 0,75); (C) inflorescência estaminada, espata removida (× 1,5); (D) porção do espádice estaminado (× 9,75); (E) flor estaminada (× 11,5); (F) inflorescência carpelada, espata removida (× 1,5); (G) flor carpelada, secção longitudinal, mostrando os óvulos (× 11,5); (H) óvulo (× 30); (I) espádice frutificando (× 0,75); (J) fruto em secção longitudinal mostrando a semente (× 3). (K-M) *A. triphyllum* var. *stewardsonii:* (K) inflorescência, vista lateral (× 0,75); (L) inflorescência, vista posterior (× 0,75); (M) espata, vista apical (× 0,75). (N) *A. dracontium:* hábito (× 0,2). (Fonte: Wilson 1960a, *J. Arnold Arbor.* 41: p.59.)

Gênero/espécies: 109/2.830. ***Principais gêneros:*** *Anthurium* (900 spp.), *Philodendron* (500), *Arisaema* (150), *Homalomena* (140), *Amorphophallus* (100), *Schismatoglottis* (100), *Spathiphyllum* (60), *Monstera* (50), *Pothos* (50), *Xanthosoma* (40), *Dieffenbachia* (40), *Syngonium* (30). Gêneros de importância nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Arisaema, Landoltia, Lemna, Lysichiton, Orontium, Peltandra, Pistia, Spirodela, Symplocarpus* e *Wolffia*.

Importância econômica e produtos: os cormos de *Alocasia, Colocasia* (taro), e *Xanthosoma* (taioba) são ricos em amido e são consumidos após um tratamento apropriado para remover os compostos químicos irritantes. As bagas de *Monstera* são eventualmente consumidas. A família contém numerosos gêneros ornamentais, incluindo *Philodendron, Zantedeschia* (cala), *Anthurium, Caladium, Colocasia, Dieffenbachia* (comigoninguém-pode), *Epitremnum, Monstera, Spathiphyllum, Syngonium, Aglaonema, Xanthosoma* (orelha-de-elefante), *Scindapsus, Spathicarpa* e *Zamioculcas*.

Discussão: as Araceae são consideradas monofiléticas com base em morfologia (Grayum 1990; Mayo et al. 1995) e seqüências de DNA de cloroplasto (Chase et al. 1993; French et al. 1995). A família é provavelmente o grupo-irmão do resto de Alismatales (Chase et al. 1995b; Dahlgren e Rasmussen 1983; Dahlgren et al. 1985; Stvenson e Loconte 1995).

As Araceae têm sido divididas em muitas subfamílias com base no hábito, na morfologia e arranjo das folhas, na estrutura da inflorescência, na morfologia floral, na estrutura do pólen, na anatomia e no número cromossômico (Grayum 1990). As relações filogenéticas dentro de Araceae têm sido também estudadas por meio do uso de seqüências de *rbcL* (French et al. 1995), *trnL-F* (Tam et al. 2004) e morfologia (Mayo et al 1997). Alguns poucos gêneros de pequenas plantas aquáticas flutuantes, como *Spirodela, Landoltia, Lemna, Wolffia* e *Wolfiella*, foram outrora segregadas como Lemnaceae (ver Cronquist 1981; Dahlgren et al. 1985; den Hartog 1975; Landolt 1980, 1986; Landolt e Kandeler 1987), mas são agora interpretadas como Araceae muito modificadas (French et al 1995; Mayo et al 1995; Stockey et al. 1997; Tam et al 2004). Em *Lemna, Landoltia* e *Spirodela*, a espata é representada por uma bainha membranácea que é completamente ausente em *Wolffia* e *Wofiella*. Embora as seqüências de *rbcL* coloquem *Pistia* (aquática flutuante, muito maior) nas Aroideae (ver abaixo), ela não é próxima de *Lemna* e gêneros afins (French et al. 1995).

Gymnostachys, Orontium, Symplocarpus e gêneros afins apresentam caules condensados não-cormosos e engrossados e são grupo-irmão do resto da família. A maioria das outras Araceae apresenta folhas com lâminas expandidas, o principal entrenó da inflorescência bem desenvolvido entre a espata e a folha abaixo dela, a formação do novo ramo na axila da penúltima folha abaixo da espata, e placentação mais ou menos basal. Os *taxa* monóicos compreendem um grande clado, as Aroideae, com 74 gêneros (*Zamioculcas, Dieffenbachia, Spathicarpa, Philodendrom, Caladium, Syngonium, Aglaonema, Zantedeschia, Amorphophallus, Peltandra, Asarum, Arum, Arisaema, Alocasia, Colocasia* e *Pistia*; Mayo et al. 1997). Um segundo grande clado, Monsteroideae, é delimitado com base em uma espata indiferenciada (p. ex., sem uma porção tubular) que é marcescente ou decídua através de uma área de abscisão evidente. Este grupo inclui gêneros como *Monstera, Scindapsus* e *Epipremnum*; *Spathiphyllum* e *taxa* afins devem estar relacionados com este grupo (French et al. 1995). *Pothos*, gêneros afins e *Anthurium* formam Potoideae; tais plantas são caracterizadas por uma venação foliar fina, em que as nervuras secundárias e terciárias formam nervuras perpendiculares às primárias (Mayo et al. 1997).

As inflorescências das Araceae são polinizadas por vários grupos de insetos, sobretudo coleópteros, moscas e abelhas. A inflorescência geralmente produz um forte odor (doce a desagradável) e muitas vezes é termogênica. O gineceu amadurece antes do androceu, e, quando as flores são unissexuais, as carpeladas amadurecem antes das estaminadas, promovendo a polinização cruzada. Em *Arisaema*, plantas pequenas (e geralmente jovens) são estaminadas e as maiores (e mais velhas) são carpeladas, o que também promove a polinização cruzada. Presume-se que a dispersão das bagas, que são freqüentemente coloridas, seja efetuada por aves ou mamíferos. Os utrículos de *Lemna* e *taxa* afins são dispersos pela água.

Referências adicionais: Croat 1980; Igersheim et al. 2001; Keating 2004; Les and Crawford 1999; Les et al. 1997b, 2002; Maheshwari 1958; Mayo et al. 1998; Piychid and Rudall 2000; Ray 1987a,b; Wilson 1960a.

Alismataceae Ventenat
(Família do chapéu-de-couro)

Ervas rizomatosas, aquáticas ou de áreas brejosas; **laticíferos presentes, com látex branco;** tecidos ± aerenquimatosos. Pêlos geralmente ausentes. Folhas alternas, espiraladas ou dísticas, em geral ± basais, simples, inteiras, freqüentemente com uma lâmina bem desenvolvida, com venação paralela ou palmada, invaginantes na base; às vezes polimórficas, com lâminas mais estreitas quando submersas e mais largas quando emersas ou flutuantes; estípulas ausentes; presença de pequenas escamas no nó, dentro da bainha foliar. Inflorescências determinadas, mas freqüentemente parecendo indeterminadas, com ramos ou flores ± verticilados, terminais sobre o ápice de um escapo. Flores bissexuais ou unissexuais (plantas então monóicas), radiais, *com perianto diferenciado em cálice e corola. Sépalas, 3*, livres, imbricadas. *Pétalas 3*, livres, imbricadas e *enrugadas, geralmente brancas ou róseas. Estames, geralmente 6 a numerosos*; filetes livres; **grãos de pólen, geralmente 2 a poliporados.** *Carpelos, (3-) 6 a muitos*, livres, ovários súperos, com placentação ± basal; 1 estigma, diminuto. Óvulos, poucos a mais freqüentemente 1 por carpelo. Nectários na base dos carpelos, dos estames ou das peças periânticas. *Fruto agregado de aquênios* (ou folículos); **embrião fortemente curvado;** endosperma ausente (Figura 9.13).

Fórmula floral:

*, K3, C3, A6–∞, G6–∞; aquênios

Distribuição e ecologia: amplamente distribuídas; plantas de lagoas de água doce, brejos, lagos, rios e riachos.

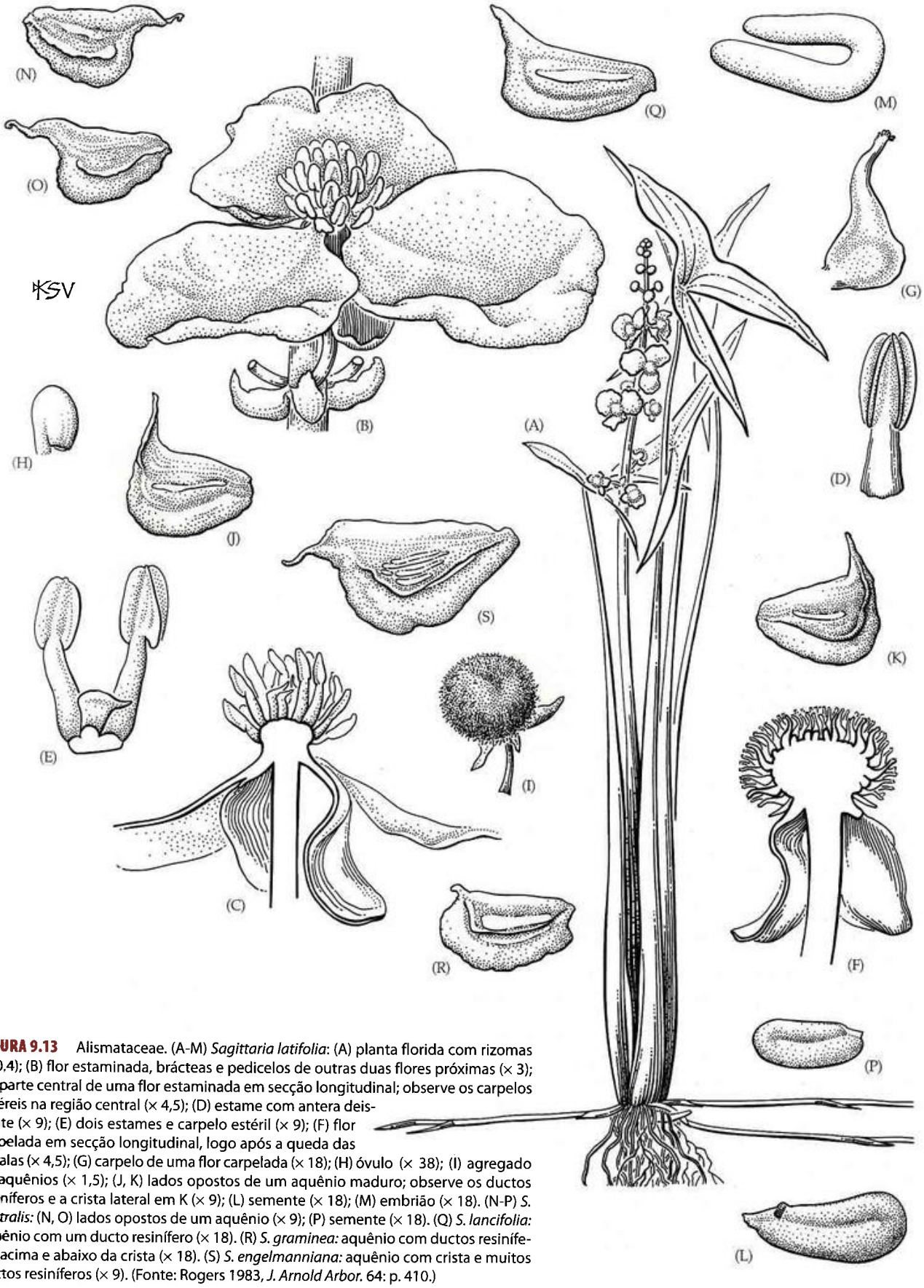


FIGURA 9.13 Alismataceae. (A-M) *Sagittaria latifolia*: (A) planta florida com rizomas (× 0,4); (B) flor estaminada, brácteas e pedicelos de outras duas flores próximas (× 3); (C) parte central de uma flor estaminada em secção longitudinal; observe os carpelos estéreis na região central (× 4,5); (D) estame com antera deiscente (× 9); (E) dois estames e carpelo estéril (× 9); (F) flor carpelada em secção longitudinal, logo após a queda das pétalas (× 4,5); (G) carpelo de uma flor carpelada (× 18); (H) óvulo (× 38); (I) agregado de aquênios (× 1,5); (J, K) lados opostos de um aquênio maduro; observe os ductos resiníferos e a crista lateral em K (× 9); (L) semente (× 18); (M) embrião (× 18). (N-P) *S. australis:* (N, O) lados opostos de um aquênio (× 9); (P) semente (× 18). (Q) *S. lancifolia:* aquênio com um ducto resinífero (× 18). (R) *S. graminea:* aquênio com ductos resiníferos acima e abaixo da crista (× 18). (S) *S. engelmanniana:* aquênio com crista e muitos ductos resiníferos (× 9). (Fonte: Rogers 1983, *J. Arnold Arbor.* 64: p. 410.)

Gênero/espécies: 16/100. ***Principais gêneros:*** *Echinodorus* (45 spp.) e *Sagittaria* (35). A família é representada nos Estados Unidos e/ou no Canadá pelos gêneros acima citados e por *Alisma, Damasonium* e *Limnocharis*.

Importância econômica e produtos: *Sagittaria, Alisma, Echinodorus* e *Hydrocleis* proporcionam ou fornecem espécies ornamentais para aquários e/ou fontes d'água. Os rizomas de *Sagittaria* podem ser consumidos.

Discussão: Alismataceae é aqui amplamente definida (incluindo Limnocharitaceae; ver Pichon 1946; Thorne 1992) e considerada monofilética com base em caracteres morfológicos e de DNA (Dahlgren et al. 1985; Les et al. 1995; Soros e Les 2002). Os gêneros com aquênios e um único óvulo basal por carpelo (p. ex., *Alisma, Sagittaria* e *Echinodorus*) devem constituir um subgrupo monofilético (Chase et al. 1993, 1995b).

As espécies freqüentemente são de difícil identificação devido à extensa variação de morfologia foliar, que se correlaciona com parâmetros ambientais como intensidade luminosa, profundidade, química e correnteza da água (Adams e Godfrey 1961). As folhas submersas geralmente são lineares, enquanto as emersas ou flutuantes são pecioladas com lâmina foliar ovada a elíptica e com base aguda a sagitada. Muitas formas diferentes de folhas podem ocorrer na mesma planta.

Alismataceae (e Butomaceae) foram outrora consideradas monocotiledôneas primitivas (Cronquist 1981; Hutchinson 1973) devido a seus numerosos estames e carpelos livres em flores que são superficialmente semelhantes àquelas de Ranunculaceae. No entanto, estudos anatômicos e ontogenéticos indicaram que estes numerosos estames são na verdade decorrentes de um aumento secundário.

As vistosas flores de Alismataceae são polinizadas por vários insetos à procura de néctar (com freqüência abelhas e moscas). Em *Alisma* e *Echinodorus* as flores são bissexuais, enquanto as de *Sagittaria* são unissexuais. Os aquênios geralmente são dispersos pela água; flutuam devido à presença de tecido esponjoso e são externamente resinosos. Eles são comidos (e dispersos) por aves aquáticas.

Referências adicionais: Haynes et al. 1998a; Rogers 1983; Tomlinson 1982.

Hydrocharitaceae A. L. de Jussieu
(Família da elódea)

Ervas aquáticas, completamente submersas a parcialmente emersas, enraizadas no substrato ou livres e flutuantes, em água doce ou hábitats marinhos, com freqüência rizomatosas; tecidos ± aerenquimatosos. Pêlos unicelulares, com paredes espessas, como espinhos ao longo da margem foliar e/ou das nervuras; folhas alternas e espiraladas, opostas, ou verticiladas, ao longo do caule ou em uma roseta basal, simples, inteiras ou serreadas, às vezes com uma lâmina bem desenvolvida com venação paralela ou palmada ou apenas com a nervura mediana evidente, invaginantes na base; estípulas ausentes; pequenas escamas presentes nos nós dentro da bainha. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, axilar, subtendida por duas brácteas freqüentemente conatas. Flores bissexuais ou unissexuais (então plantas monóicas ou dióicas), geralmente radiais, *com perianto diferenciado em cálice e corola. Sépalas 3, livres, valvadas. Pétalas, 3, livres,* geralmente brancas, imbricadas, *às vezes ausentes.* Estames, 1, 2 ou 3 a numerosos; filetes livres a conatos; grãos de pólen geralmente sem abertura, em *Thalassia* e *Halophila* unidos na forma de fios. *Carpelos, geralmente 3-6, conatos;* **ovário ínfero**, com óvulos esparsos sobre a superfície dos lóculos, e as placentas freqüentemente ± intrusivas; estiletes geralmente divididos, aparentando o dobro do número dos carpelos; estigmas alongados e papilosos. Óvulos numerosos (ou solitários e basais). Néctar freqüentemente secretado por estaminódios. **Fruto carnoso**, *ora baga ou cápsula de deiscência valvar ou irregular;* embrião às vezes curvado; endosperma ausente.

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, K3, C3, A2–∞, G0

Flor carpelada: *, K3, C3, A0, $G\overline{(3–6)}$; baga, cápsula carnosa

Distribuição e ecologia: amplamente distribuídas, embora mais comuns em regiões tropicais e subtropicais, em água doce (a maioria dos gêneros) ou hábitats marinhos (*Enhalus, Halophila, Thalassia*).

Gêneros/espécies: 18/140. ***Principais gêneros:*** *Ottelia* (40 spp.), *Najas* (40) e *Elodea* (15). *Egeria, Elodea, Halophila, Hydrilla, Hydrocharis, Limnobium, Najas, Ottelia, Thalassia* e *Vallisneria* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: muitos gêneros, incluindo *Hydrilla, Egeria* e *Elodea, Vallisneria* e *Limnobium*, são utilizados como plantas de aquário. Espécies de *Elodea, Hydrilla* e *Lagarosiphon* são ervas daninhas.

Discussão: Hydrocharitaceae, embora monofilética (Dahlgren e Rasmussen 1983; Les et al. 2006), é morfologicamente heterogênea e tem sido dividida em três a cinco subfamílias (Dahlgren et al. 1985). *Najas* apresenta flores reduzidas com um único óvulo ereto e basal, mas sua localização dentro de Hydrocharitaceae é sustentada pela anatomia da semente e pelas seqüências de DNA (Les 1993; Les e Haynes 1995; Les et al. 2006). *Zannichellia* (Zannichelliaceae; ver Chave) provavelmente também pertence a Hydrocharitaceae (Les et al. 1997a).

A família mostra mecanismos interessantes de polinização. Muitas espécies de *Egeria, Limnobium, Stratiotes* e *Blyxa* apresentam flores conspícuas na superfície d'água e são polinizadas por vários insetos à procura de néctar. Em *Vallisneria, Enhalus* e *Lagarosiphon*, as flores estaminadas se desprendem da planta e flutuam na superfície d'água, onde entram em contato com as flores carpeladas (ver Capítulo 4). Em *Elodea*, as anteras das flores estaminadas podem explodir, liberando grãos de pólen na superfície d'água; às vezes as próprias

(A)

Alismatales: Araceae
Monstera deliciosa: espata e espádice

(B)

Alismatales: Potamogetonaceae
Potamogeton nodosus: frutos

(C)

Liliales: Smilacaceae
Smilax glauca: liana com gavinhas

(D)

Liliales: Colchicaceae
Gloriosa superba: planta florida

(E)

Liliales: Liliaceae
Lilium michiganense: flor

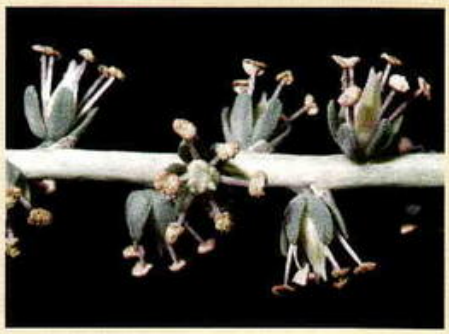
(F)

Alismatales: Alismataceae
Sagittaria lancifolia: flores estaminadas e carpeladas

(G)

Liliales: Melanthiaceae
Trillium cuneatum: planta florida

(H)



Liliales: Melanthiaceae
Schoenocaulon dubium: flores

(I)

Liliales: Liliaceae
Erythronium americanum: flor (secção longitudinal)

PRANCHA 9.3 Monocotiledôneas
Alismatales e Liliales

flores estaminadas se desprendem e flutuam na superfície d'água em direção ao estigma. Em *Hydrilla* o transporte do pólen pode ser feito pelo vento ou pela água. Por fim, em *Thalassia* e *Halophila* a polinização ocorre embaixo d'água. Ambas, autopolinização e polinização cruzada, podem ocorrer. Os frutos carnosos amadurecem embaixo da superfície d'água; frutos e/ou sementes são dispersos ora pela água ora por animais. A reprodução vegetativa por fragmentação dos rizomas é freqüente.

Referências adicionais: Cook 1982, 1998; Cox and Humphries 1993; Cox and Tomlinson 1988; Haynes 1988; Haynes and Holm-Nielsen 2001; Kaul 1968,1970; Tomlinson 1969b.

Potamogetonaceae Bercht. & J. Presl
(Família do *Potamogeton*)

Ervas aquáticas, rizomatosas. Caules com feixes vasculares reduzidos, geralmente dispostos em anel, com cavidades de ar; taninos às vezes presentes. Pêlos ausentes. Folhas alternas e espiraladas, ou opostas, às vezes com lâmina bem desenvolvida, simples, inteiras, com venação paralela ou com uma única nervura mediana, invaginantes na base, com a bainha aberta **e ± separada da lâmina parecendo com uma estípula**, as folhas, às vezes heteromórficas, com formas submersas e flutuantes; presença de 2 a muitas pequenas escamas no nó, dentro da bainha. *Inflorescências* indeterminadas, terminais e axilares, *espiciformes* na superfície ou elevadas acima da lâmina d'água. Flores bissexuais, radiais, *não associadas com brácteas (na maturidade)*. Tépalas ausentes. **Estames, 4, com apêndices bem desenvolvidos na base das anteras que formam o que parece ser um perianto ± carnoso;** grãos de pólen sem aberturas, globosos a elipsóides. **Carpelos, geralmente 4,** livres; *ovários súperos com placentação ± basal a apical*; estigma, 1, truncado a captado. *Óvulo 1*, ± anátropo a ortótropo. Nectários ausentes. *Fruto agregado de aquênios ou drupas;* endosperma ausente.

Fórmula floral:
*, T-0-, A4 (com apêndices), G4; aquênios, drupas

Distribuição e ecologia: cosmopolitas; ervas de lago, rios e outros hábitats de água doce.

Gêneros/espécies: 4/100. ***Principais gêneros:*** *Potamogeton* (90 spp.) e *Stuckenia* (6); ambos ocorrem na América do Norte.

Importância econômica e produtos: embora a família seja de pouca importância econômica direta, muitas espécies fornecem alimento para a fauna.

Discussão: *Ruppia*, um gênero de águas alcalinas, salobras ou ocasionalmente marinhas, é às vezes incluído nesta família, mas sua inclusão torna Potamogetonaceae bifilético (Les et al. 1997a). Ruppiaceae é caracterizada pelas flores com dois estames que apresentam apêndices diminutos, pólen ligeiramente alongado e carpelos com estípites longos.

Em *Potamogeton* e *Stuckenia*, as flores são emersas e polinizadas pelo vento, enquanto as flores de *Ruppia* são mantidas na superfície d'água e apresentam polinização hidrófila. Os frutos são dispersos por animais ou pela água.

Referências adicionais: Haynes 1978; Haynes et al. 1998b.

Liliales

A monofilia de Liliales é sustentada por análises cladísticas baseadas em morfologia e seqüências de DNA (Chase et al. 1995a,b, 2000, 2006; Davis et al. 2004; Fay et al. 2006; Goldblatt 1995; Graham et al. 2006; Hilu et al. 2003; Källersjö et al 1998; Soltis et al. 2000; Stevenson e Loconte 1995; Vinnersten e Bremer 2001). As sinapomorfias que sustentam este grupo incluem nectários principalmente na base das tépalas ou filetes, nectários septais quase sempre ausentes, anteras extrorsas e a freqüente presença de manchas na superfície das tépalas. A testa das sementes carece de fitomelano (uma crosta preta), e a região mais interna desta apresenta estrutura celular, ambas plesiomorfias (ver também Stevenson et al. 2000; Rudall et al. 2000a). O grupo inclui algumas espécies com os maiores genomas entre as plantas com flores (Soltis et al. 2003a). As prováveis relações filogenéticas dentro da ordem são mostradas na Figura 9.14.

Liliales e Liliaceae são aqui definidas de forma restrita, de acordo com Dahlgren e colaboradores (1985) e recentes análise cladísticas (ver referências supracitadas). Muitas das famílias hoje incluídas em Dioscoreales, Asparagales e Liliales foram outrora consideradas como sendo parte de uma Liliales mais amplamente circunscrita (Cronquist 1981; Thorne 1992) como as mocotiledôneas petalóides, um "grupo" caracterizado pelas flores com tépalas conspícuas e pela ausência de amido no endosperma. Cronquist (1981) colocou a maior parte das monocotiledôneas petalóides com seis estames em uma

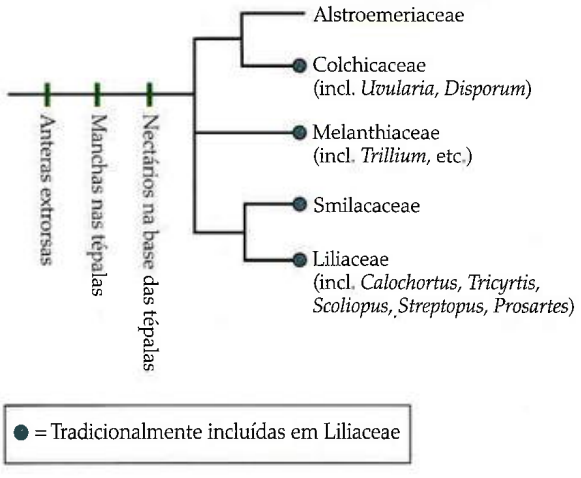


FIGURA 9.14 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Liliales. (Modificada de Soltis et al. 2005, Stevens 2001 e versões mais recentes.)

Liliaceae amplamente circunscrita e hoje sabidamente polifilética. Outros dividiram as monocotiledôneas petalóides com seis estames em Liliaceae, incluindo as espécies com ovário súpero e Amaryllidaceae, incluindo espécies com ovário ínfero (Lawrence 1951). Essa separação também é artificial, pois separa gêneros claramente relacionados, como *Agave* e *Yucca* (Agavaceae) e *Crinun* (Amaryllidaceae) e *Allium* (Alliaceae), como mostrado nos tratamentos familiares (ver Asparagales).

Embora nosso conhecimento sobre as relações dentro de Liliales tenha avançado muito, a delimitação de algumas famílias ainda é problemática (ver especialmente as discussões sobre Liliaceae, Melanthiaceae e Colchicaceae). Liliales inclui 11 famílias e cerca de 1.300 espécies; as principais famílias são Alstroemeriaceae, **Liliaceae, Colchicaceae, Smilacaceae e Melanthiaceae.**

Liliaceae A. L. de Jussieu
(Família das tulipas)

Ervas com bulbos e raízes contráteis (ou rizomas); às vezes com saponinas esteróides. Pêlos simples. *Folhas alternas e espiraladas, ou verticiladas, ao longo de um caule ou em uma roseta basal,* simples, inteiras, *com venação paralela,* em *Prosartes* e *Tricyrtis* com venação reticulada evidente entre as nervuras primárias, com freqüência invaginantes na base; estípulas ausentes. *Inflorescência* geralmente determinada, podendo ser reduzida a uma única flor, *terminal. Flores* bissexuais, radiais a moderadamente bilaterais, ± *conspícuas. Tépalas, 6, livres,* imbricadas, *petalóides, freqüentemente com manchas ou linhas. Estames, 6;* filetes livres; grãos de pólen geralmente monossulcados. *Carpelos 3, conatos; ovário súpero, complacentação axial;* 1 estigma,

Chave para as Principais Famílias de Liliales

1. Lianas com pares de gavinhas estipulares na base do pecíolo . . . . . **Smilacaceae**
1. Ervas, não lianas, sem gavinhas 2
2. Ovário ínfero; folhas geralmente torcidas na base . . . . . Alstroemeriaceae
2. Ovário súpero; folhas não torcidas na base 3
3. Presença de bulbos 4
3. Presença de rizomas ou cormos 6
4. Cápsula loculicida; megagametófito do tipo *Fritillaria* (oosfera, sinérgides e um núcleo polar haplóide, antípodas e um segundo núcleo polar triplóide) . . . . . **Liliaceae** (subfamília Lilioideae)
4. Cápsula septicida ou ventricida; megagametófito do tipo *Polygonum* (todas as células haplóides) 5
5. Cápsulas cujos carpelos se separam e são deiscentes pelas margens ventrais; flores geralmente pequenas; tépalas não manchadas; lóculos das anteras confluentes . . . . . **Melanthiaceae**
5. Cápsulas septicidas; flores grandes, tépalas às vezes com manchas ou linhas; lóculos das anteras não confluentes . . . . . **Liliaceae** (*Calochortus*)
6. Presença de cormos . . . . . **Colchicaceae**
6. Presença de rizomas 7
7. Folhas verticiladas, com venação palmada a paralela e nervuras secundárias peninérveas; perianto com sépalas e pétalas . . . . . **Melanthiaceae** (tribo Parideae)
7. Folhas alternas, com venação ± paralela; perianto de tépalas 8
8. Inflorescências determinadas, geralmente paucifloras e paniculadas, com ramificação cimosa ou reduzidas a pares de flores ou flores solitárias; flores diminutas a conspícuas; estilete, 1, mas às vezes trífido 9
8. Inflorescências indeterminadas, racemos ou espigas simples ou compostas; flores ± diminutas; estiletes, 3 . . . . . **Melanthiaceae**
9. Estiletes divididos, portanto com 3 estigmas; óvulos ascendentes; folhas paralelinérveas, mas com as nervuras primárias freqüentemente conectadas por nervuras reticuladas evidentes . . . . **Liliaceae** (*Tricyrtis, Streptopus, Prosartes,* etc.)
9. Estilete não dividido, portanto estigma no máximo trilobado; óvulos não ascendentes, folhas paralelinérveas, não claramente reticuladas . . . . . **Colchicaceae** (*Uvularia, Disporum,* etc.)

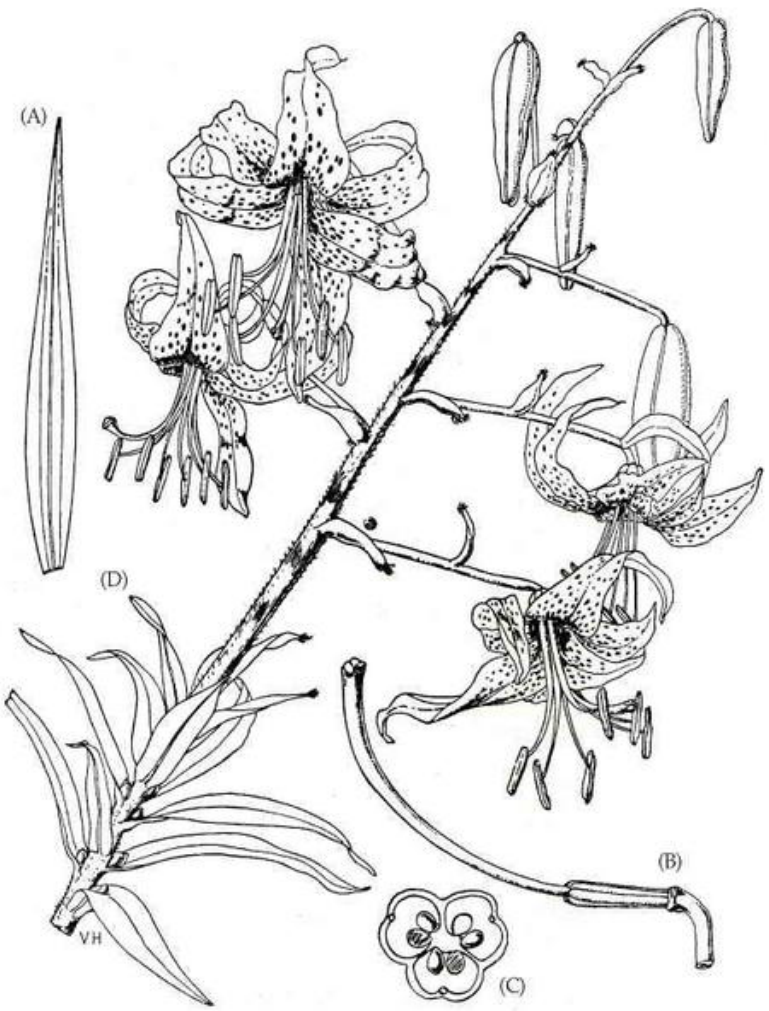


FIGURA 9.15 Liliaceae. *Lilium lancifolium:* (A) folha (× 1); (B) gineceu (× 1); (C) ovário em secção transversal (× 5); (D) planta florida (× 0,3). (Fonte: Hutchinson 1973, *The families of flowering plants*, 3rd ed., p. 755.)

3-lobado, ou 3, ± alongado e estendendo-se ao longo da face interna do ramos do estilete. Óvulos numerosos, geralmente com 1 tegumento e um megasporângio ± fino; *megagametófito com freqüência desenvolvido a partir de 4 megásporos* (tipo *Fritillaria*), com algumas células haplóides e outras triplóides. *Néctar secretado na base das tépalas. Fruto cápsula loculicida ou septicida*, ocasionalmente baga; sementes achatadas em formato de disco ou globosas, *testa não preta*; endosperma oleoso, de células triplóide ou *pentaplóides* (Figura 9.15).

Fórmula floral:

*, T-6-, A6, G$\underline{\textcircled{3}}$; cápsula, baga

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída, sobretudo em regiões temperadas do Hemisfério Norte; florindo principalmente na primavera em pradarias, ambientes montanhosos e abertos.

Gêneros/espécies: 16/635. ***Principais gêneros:*** *Fritillaria* (100 spp.), *Gagea* (90), *Tulipa* (80), *Lilium* (80) e *Calochortus* (65). *Calochortus, Clintonia, Erythronium, Fritillaria, Medeola, Prosartes, Scoliopus, Streptopus* e *Lilium* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Tulipa* (tulipas), *Fritillaria, Lilium, Calochortus* e *Erythronium* são importantes plantas ornamentais.

Discussão: Liliaceae, como aqui definida, é claramente monofilética (Chase et al. 1995a,b), embora seja difícil de diagnosticar morfologicamente (Tamura 1998b). *Calochortus, Prosartes, Scoliopus, Streptopus* e *Tricyrtis* devem formar um clado e são ervas com rizomas rasteiros, estiletes apicalmente divididos e megagametófito com desenvolvimento do tipo *Polygonum* (o megagametófito se desenvolve a partir de um único megásporo e o endosperma é triplóide). *Calochortus* tem sido colocado em uma família própria por alguns autores, enquanto os outros gêneros têm sido considerados como parte de uma Uvulariaceae heterogênea (Dahlgren et al. 1985) ou como parte de uma Calochortaceae expandida (Tamura 1998a). No entanto, estes integrantes de Liliaceae não estão proximamente relacionados com os morfologicamente semelhantes *Uvularia* e *Disporum* (Shinwari et al. 1994), e estes últimos são aqui considerados parte de Colchicaceae. Os gêneros restantes de Liliaceae constituem Lilioideae, um grande clado caracterizado pela presença de bulbos e raízes contrácteis e de um megagametófito que se desenvolve a partir de quatro megásporos (tipo *Fritillaria*). A monofilia de cada um destes dois subclados de Liliaceae é sustentada por caracteres de DNA (Chase et al 1995a, 2000).

As conspícuas flores desta família são polinizadas por insetos, especialmente abelhas, vespas, mariposas e borboletas; néctar e/ou pólen são empregados como recompensas florais. As sementes são dispersas pelo vento ou pela água; algumas apresentam estruturas do tipo arilo e são dispersas por formigas.

Colchicaceae A. P. de Candolle
(Família do *Colchicum*)

Ervas com cormos ou com estruturas alongadas semelhantes a cormos, ou rizomas rasteiros; presença de vários alcalóides, *incluindo aqueles do tipo colchicina (com um anel de tropolona)*, e ausência de saponinas esteróides. Pêlos simples. *Folhas alternas e espiraladas, ao longo do caule ou em uma roseta basal*, simples, inteiras, *com venação paralela*, em geral invaginantes na base, ocasionalmente terminadas em uma gavinha; estípulas ausentes. Inflorescência determinada ou indeterminada, às vezes reduzidas a uma única flor, terminal ou axilar. *Flores bissexuais, radiais*, e *conspícuas*. *Tépalas, 6*, livres

a conatas, **em formato de U e envolvendo cada estame, quando em botão**, imbricadas, petalóides, *freqüentemente variegadas, manchadas ou com a região basal diferentemente colorida do resto*. *Estames, 6*; filetes livres, às vezes adnatos às tépalas; grãos de pólen monossulcados a 2 ou 4-sulcados ou foraminados. *Carpelos 3, conatos; ovário súpero, com placentação axial*; 3 estigmas, truncados a alongados. Óvulos numerosos, com 1 ou 2 tegumentos e 1 megasporângio ± fino. *Néctar secretado na base das tépalas ou dos estames*. *Fruto cápsula loculicida ou septicida* (ou baga); sementes ± angulosas a globosas, às vezes ariladas, a testa sem pigmentação preta; endosperma oleoso.

Fórmula floral:

*, T(6), A6, G(3), cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuídas em regiões temperadas a tropicais da América do Norte, África, Europa, Ásia, Austrália e Nova Zelândia; especialmente características de climas mediterrâneos (sazonais).

Gêneros/espécies: 18/225. ***Principais gêneros:*** *Colchicum* (90 spp.), *Wurmbea* (40), *Androcymbium* (40), *Iphigenia* (15) e *Disporum* (15). Nos Estados Unidos, *Uvularia* é nativo, enquanto *Colchicum* e *Gloriosa* são naturalizados.

Importância econômica e produtos: *Colchicum* e *Gloriosa* são importantes plantas ornamentais. Muitos gêneros são utilizados na medicina por causa de seus alcalóides altamente tóxicos. O alcalóide colchicina é bem conhecido por seu efeito antimitótico; por induzir a duplicação do número cromossômico, a colchicina é muito utilizada, pois promove a poliploidia em plantas cultivadas.

Discussão: a monofilia de Colchicaceae, como aqui delimitada, é sustentada por caracteres moleculares (Chase et al. 1995a, 2000; Rudall et al. 2000a) e morfológicos (tépalas em forma de U, que envolvem cada estame no botão). Os gêneros *Uvularia*, *Disporum*, *Tripladenia* e *Schelhammera* foram outrora incluídos em uma Uvulariaceae não-monofilética (ver Dahlgren et al. 1985), mas eles constituem um agrupamento parafilético em relação ao resto das Colchicaceae, que constituem um clado bem sustentado diagnosticado por seus cormos ou estruturas alongadas semelhantes a cormos e alcalóides do tipo colchicina com um anel de tropolona (Nordenstam 1998; Vinnersten e Reeves 2003). Todos os integrantes de Colchicaceae diferem das Lilioideae por apresentarem um tipo normal (*Polygonum*) de desenvolvimento do megagametófito.

As conspícuas flores de Colchicaceae são polinizadas por insetos (abelhas, vespas, moscas, borboletas e mariposas); néctar e/ou pólen funcionam como recompensas florais. Com freqüência, as sementes carecem de adaptações claras para a dispersão; algumas apresentam arilo ou estruturas arilóides e devem ser dispersas por aves ou formigas.

Referência adicional: Wildman and Pursey, 1968.

Smilacaceae Ventenat
(Família da japecanga ou salsaparrilha)

Lianas ou ocasionalmente ervas eretas, muitas vezes com *rizomas engrossados e tuberosos*; presença de saponinas esteróides. Pêlos simples; acúleos geralmente presentes. **Folhas** alternas e espiraladas, simples, inteiras a serrado-espinhosas, **diferenciadas em pecíolo e lâmina, com venação palmada, com a nervuras primárias convergindo e claramente conectadas por um retículo de nervuras de outra ordem, com um par de gavinhas próximas da base do pecíolo. Inflorescências** determinadas, **umbeladas**, terminais ou axilares. **Flores unissexuais (plantas dióicas)**, radiais e inconspícuas. *Tépalas*, **6**, livres a ligeiramente conatas, imbricadas. Estames, geralmente 6; filetes livres a ligeiramente conatos; **anteras** geralmente **uniloculares** devido a confluência dos 2 lóculos; grãos de pólen monossulcados ou ± sem aberturas, **exina com pequenos espinhos**. Carpelos 3, conatos; ovário súpero; em geral com placentação axial; estigmas 3, ± alongados. **Óvulos, 1 ou 2 em cada lóculo**, anátropos a ortótropos. Néctar secretado na base das tépalas e dos estames. **Fruto baga com 1-3 sementes**; sementes ± globosas, sem pigmentação preta (Figura 9.16).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *,T(6), A6, G0

Flor carpelada: *,T(6), A0, G(3); baga

Distribuição: amplamente distribuídas em regiões tropicais a temperadas.

Gênero/espécies: 1/310. ***Gênero:*** *Smilax* (310 spp.), que ocorre nos Estados Unidos e no Canadá.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Smilax* são utilizadas na medicina; o gênero também é a fonte do saborizante da salsaparrilha. Caules jovens, bagas e tubérculos são ocasionalmente consumidos.

Discussão: a monofilia de Smilacaceae, uma família distinta contendo somente o gênero *Smilax*, é sustentada por dados morfológicos e moleculares (Judd 1998; Cameron e Fu 2006). A família deve ser proximamente relacionada a Rhipogonaceae, Philesiaceae e Liliaceae (Chase et al. 1995a, 2006; Conran 1998; Fay et al 2006; Rudall et al. 2000a). Embora semelhante a Dioscoreaceae (Dahlgren et al. 1985), que também apresenta porte do tipo liana e folhas reticuladas, caracteres morfológicos (Conran 1989) e seqüências de DNA (Chase et al. 1993, 1995a. 2000; Soltis et al. 2000) sustentam a inclusão de Smilacaceae nas Liliales. A família foi outrora mais amplamente definida (Cronquist 1981), incluindo gêneros como *Luzuriaga* e *Petermannia*, mas a inclusão de tais gêneros tornaria Smilacaceae parafilética (Chase et al. 1995a, 2006; Fay et al. 2006; Rudall et al. 2000a). O hábito ereto é uma condição derivada e evoluiu mais de uma vez dentro de *Smilax* (Fu et al. 2005), e *S. aspera* é provavelmente o grupo-irmão das demais espécies (Cameron e Fu 2006).

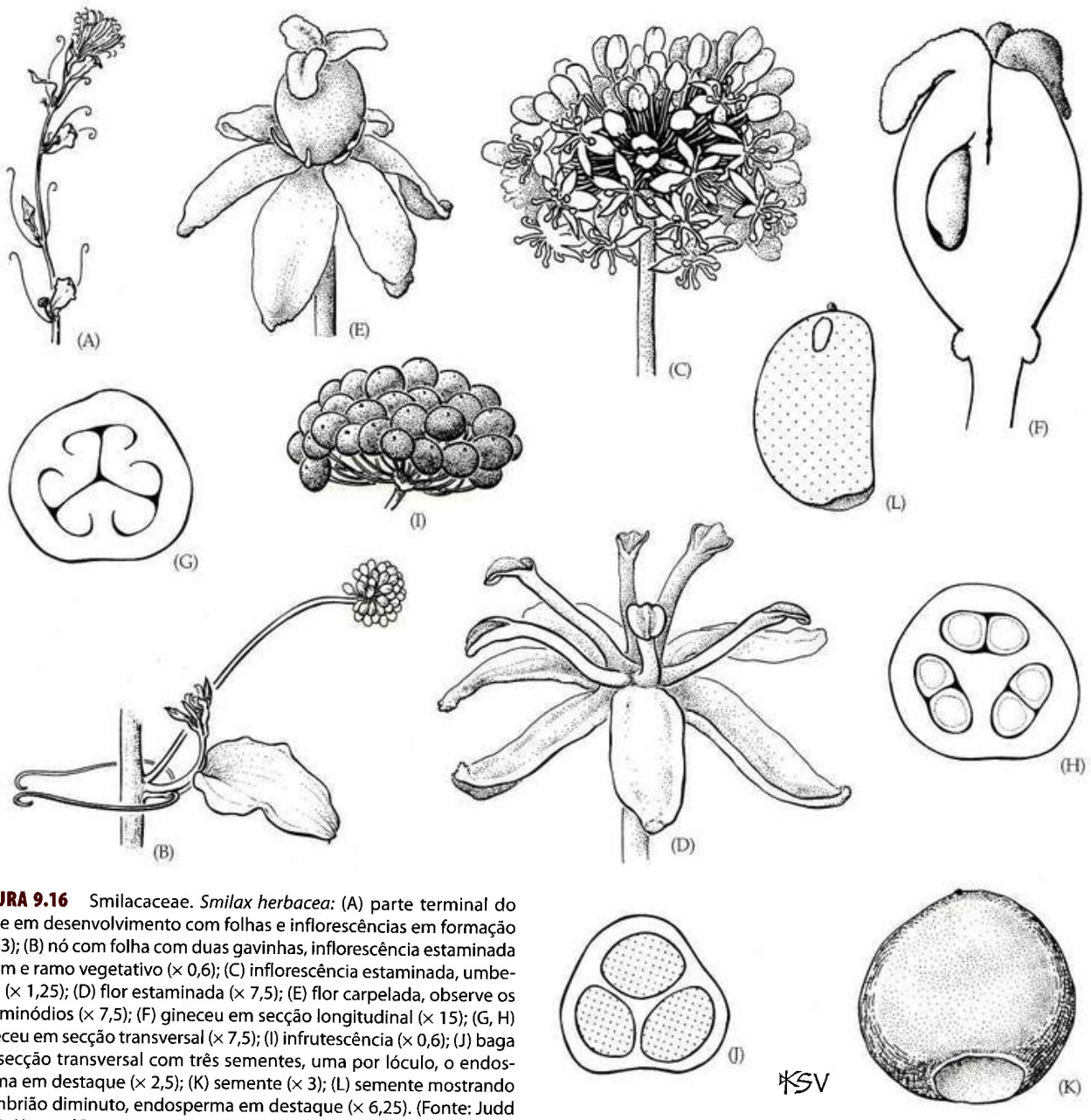


FIGURA 9.16 Smilacaceae. *Smilax herbacea:* (A) parte terminal do caule em desenvolvimento com folhas e inflorescências em formação (× 0,3); (B) nó com folha com duas gavinhas, inflorescência estaminada jovem e ramo vegetativo (× 0,6); (C) inflorescência estaminada, umbelada (× 1,25); (D) flor estaminada (× 7,5); (E) flor carpelada, observe os estaminódios (× 7,5); (F) gineceu em secção longitudinal (× 15); (G, H) gineceu em secção transversal (× 7,5); (I) infrutescência (× 0,6); (J) baga em secção transversal com três sementes, uma por lóculo, o endosperma em destaque (× 2,5); (K) semente (× 3); (L) semente mostrando o embrião diminuto, endosperma em destaque (× 6,25). (Fonte: Judd 1998, *Harvard Pap.* Bot. 3(2): p. 162.)

As pequenas flores de Smilacaceae são polinizadas por insetos (abelhas e moscas). Os frutos são dispersos por aves.

Melanthiaceae Batsch ex Borkh
(Família do *Zigadenus*)

Ervas pequenas a alongadas, rizomas finos a bulbosos ou tuberosos; os feixes vasculares do caule às vezes dispostos em 3 anéis (*Trillium* e *taxa* afins); raízes às vezes contráteis; em geral com saponinas esteróides e *vários tipos de alcalóides tóxicos*. Pêlos simples. Folhas alternas e espiraladas, ao longo do caule ou em roseta basal (ou verticiladas e no mesmo número que as peças periânticas mais externas, como em *Trillium* e *taxa* afins), simples, inteiras, com venação paralela (porém ± palmada, com as nervuras primárias convergindo, nervuras secundárias pinadas e nervuras de ordens maiores formando um retículo, em *Trillium* e *taxa* afins), invaginantes na base; estípulas ausentes. *Inflorescências indeterminadas*, terminais ou reduzidas a uma única flor em *Trillium* e gêneros próximos. *Flores* geralmente bissexuais e radiais, pequenas a grandes. *Tépalas, 6*, livres a ligeiramente conatas, imbricadas (em *Trillium* diferenciadas em cálice e corola com 3 ou 4 sépalas e pétalas livres). Estames, 6 ou 8 (raramente numerosos); filetes livres; anteras somente biloculares, *os lóculos às vezes confluentes, deiscentes por uma única abertura, resultando em uma aparência peltada*; grãos de pólen monossulcados e sem aberturas.

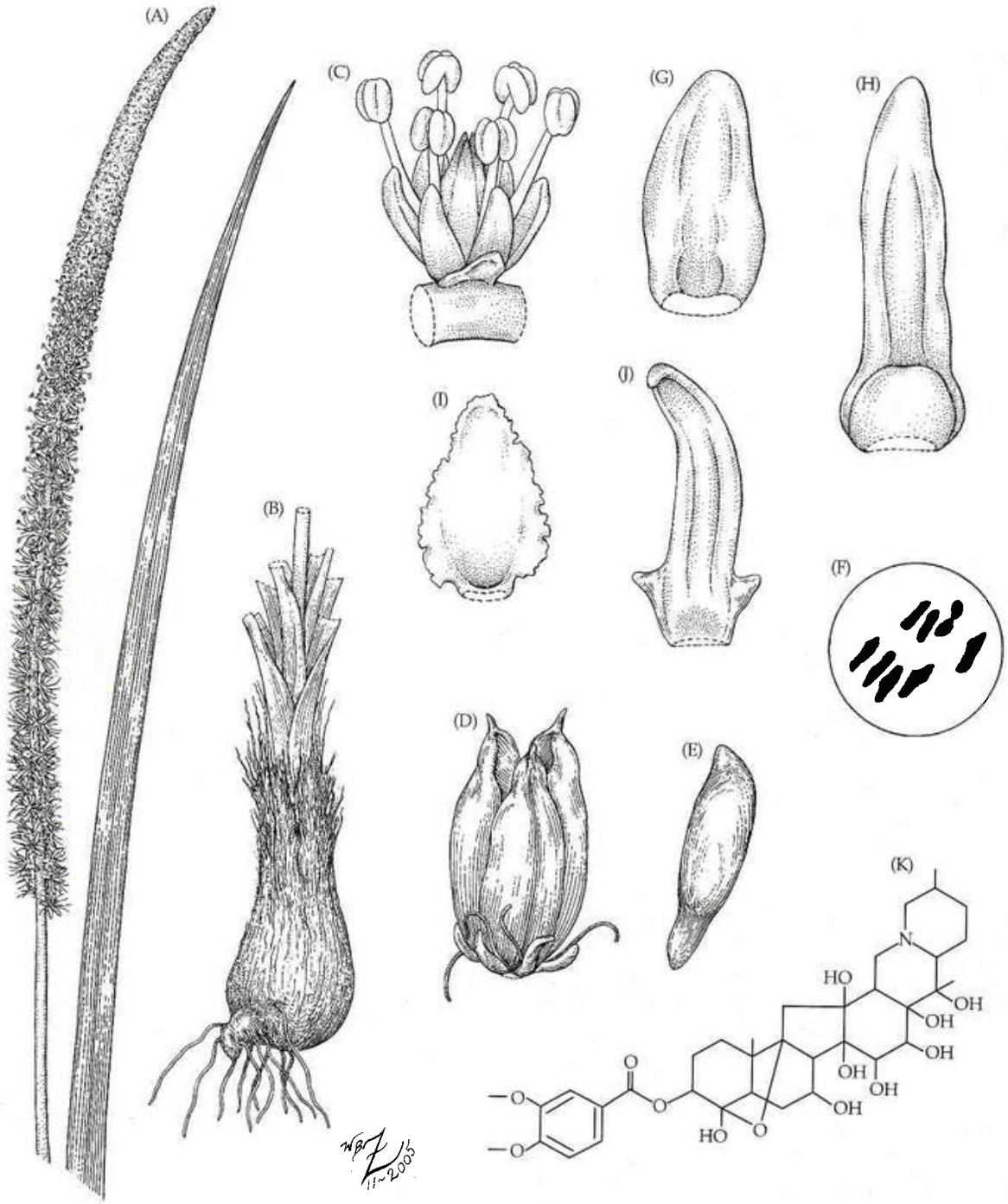


FIGURA 9.17 Melanthiaceae. *Schoenocaulon officinale:* (A) folha e inflorescência em espiga (× 0,5); (B) bulbo com fibras escuras (× 0,5). *S. dubium:* (C) flor séssil (× 7,5); (D) cápsula ventricida (× 4); (E) semente apendiculada (× 6). (F) *S. texanum:* cromossomos meióticos, $n = 8$ (× 2.000). (G-J) Tépalas externas, vista adaxial (× 12): (G) *S. dubium*; (H) *S. officinale*; (I) *S. yucatanense*; (J) *S. texanum*. (K) estrutura do alcalóide veratridina. (Fonte: Zomlefer et al. 2006b, Figura 2.)

Carpelos, 3-10, conatos; ovário súpero a ligeiramente ínfero, com placentação axial; **estiletes**, geralmente 3, **livres**; estigmas 3, ± alongados. Óvulos, 2 a numerosos em cada lóculo; megagametófito formado a partir de um (tipo *Polygonum*) ou dois (tipo *Allium*) núcleos do megásporo. Nectários ausentes ou na base das peças periânticas. *Fruto cápsula ventricida* (os carpelos se separam e suas margens ventrais também se separam para liberar as sementes), *cápsula loculicida, cápsula carnosa, ou baga;* sementes achatadas a globosas, às vezes aladas ou apendiculadas, sem pigmentação negra (Figura 9.17).

Fórmula floral:

*, T(6)[ou K3-8, C3-8], A6-16, G(3-8); cápsula, baga

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em hábitats temperados ou montanhosos; tipicamente em comunidades herbáceas.

Gêneros/espécies: 14/168. ***Principais gêneros:*** *Veratrum* (45 spp.), *Trillium* (41), *Paris* (26), *Schoenocaulon* (24), *Toxicoscordion* (10) e *Anticlea* (10). Todos os gêneros supracitados (exceto *Paris*), junto com *Amianthium, Chamaelirium, Helonias, Pseudotrillium, Stenanthium, Xerophyllum* e *Zigadenus*, ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: alguns poucos gêneros, especialmente *Trillium* e *Veratrum*, são utilizados como ornamentais; muitos gêneros apresentam uso medicinal ou inseticida (devido à presença de alcalóides venenosos). As folhas de *Xerophyllum* são utilizadas para fazer cestas.

Discussão: a monofilia de Melanthiaceae, incluindo *Trillium, Paris* e *Pseudotrillium*, é bem sustentada por caracteres de DNA (Chase et al. 1993, 1995a, b, 2000; Rudall et al. 2000a, Zomlefer et al. 2001, 2006a), mesmo quando a família não é facilmente reconhecida (ver descrição). No passado, os gêneros hoje inclusos em Tofieldiaceae e Nartheciaceae foram incluídos em uma "Melanthiaceae" morfologicamente heterogênea, enquanto *Trillium* e *taxa* afins foram excluídos (como Triliaceae; ver Dahlgren et al. 1985; Zomlefer 1996); no entanto, estudos fenéticos e cladísticos confirmam a heterogeneidade desta tradicional circunscrição (Ambrose 1980; Goldblatt 1995). Portanto, aqui, a família exclui Nartheciaceae e Tofieldiaceae, que não são proximamente relacionadas com os outros *taxa* desta família (Zomlefer 1997a,b,c). Tofieldiaceae (p. ex., *Tofieldia* e *Harperocallis*, de *Alismatales*) pode ser separada de Melanthiaceae (como aqui circunscrita) pelas folhas dísticas e equitantes, pólen 2-sulcado, presença de drusas nos tecidos parenquimatosos e ovário estipitado. Nartheciaceae (p. ex., *Aletris, Narthecium* e *Lophiola* de Dioscoreales) apresenta raízes incomuns com espaços de ar no córtex, estilete único e cápsulas loculicidas; algumas também apresentam folhas dísticas e equitantes. Essas duas famílias também carecem dos alcalóides do tipo *Veratrum* e das sementes achatadas a aladas características da maioria das espécies de Melanthiaceae.

A maioria dos integrantes da família pertence à claramente monofilética e morfologicamente distinta tribo Melanthieae, ou seja, *Amianthium, Anticlea, Toxicoscordion, Schoenocaulon, Stenanthium, Veratrum* e *Zigadenus*, um grupo caracterizado por inflorescências com flores bissexuais ou bissexuais e estaminadas, nectários próximos da base das tépalas, lóculos das anteras apicalmente confluentes, deiscentes por uma única abertura e resultando em uma aparência peltada, cápsula ventricida e presença de alcalóides do tipo veratrum (Zomlefer et al. 2001). *Trillium, Paris* e *Pseudotrillium* constituem Parideae, outra tribo de fácil reconhecimento. Esses três gêneros são caracterizados por suas folhas verticiladas, com venação palmado-reticulada, flores solitárias com perianto diferenciado em cálice e corola e frutos do tipo cápsulas carnosas ou bagas – todas provavelmente sinapomorfias. O complemento cromossômico haplóide nesses gêneros consiste em 5 grandes cromossomos, e esta condição deve ser outra sinapomorfia. *Chionographis, Chamaelirium* e *Xerophyllum* representam linhagens isoladas dentro da família.

Pseudotrillium nivale deve ser o grupo-irmão do clado formado por *Paris* + *Trillium*, e *Pseudotrillium* é notável pela pétalas manchadas. *Paris* geralmente apresenta flores 4 a 11-meras com pétalas estreitas, enquanto *Trilium* apresenta flores 3-meras com pétalas largas (Farmer e Schilling 2002). Dois grandes subgêneros são tradicionalmente reconhecidos dentro de *Trillium*: subg. *Trillium* com flores pediceladas e subg. *Phyllantherum* com flores sésseis. A condição pedicelada é plesiomórfica, o que coloca a monofilia do subg. *Trillium* em questão. Análises cladísticas baseadas em DNA (Kato et al. 1995a,b) e morfologia (Kawano e Kato 1995) também indicam que o subg. *Trillium* é parafilético e o subg. *Phyllantherum* é monofilético.

As pequenas flores de Melanthiaceae são polinizadas por coleópteros, abelhas e moscas (e talvez também pelo vento). As pequenas sementes são provavelmente dispersas pelo vento, mas a dispersão por formigas é característica das espécies de *Trillium* com sementes ariladas, enquanto as espécies com bagas coloridas devem ser dispersas por aves.

Referência adicional: Tamura 1998c,d.

Asparagales

A monofilia de Asparagales é sustentada por análises cladísticas baseadas em morfologia, 18S rDNA e muitas seqüências de DNA (Chase et al. 1995a,b, 2000, 2006; Conran 1989; Davis et al. 2004; Fay et al. 2000; Graham et al. 2006; Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; McPherson e Graham 2001; Pires et al 2006; Rudall et al. 1997; Soltis et al. 2000; Stevenson et al. 2000). Dentre os caracteres que sustentam a ordem, incluem-se as características sementes, que apresentam a epiderme da testa obliterada (na maioria das espécies com fruto carnoso), ou apresentam uma testa com uma crosta preta e carbonácea de fitomelano na maior parte das espécies com fruto seco. A parte interna da testa costuma se apresentar totalmente colapsada. Em contraste, as sementes das morfologicamente semelhantes Liliales sempre apresentam epiderme da testa bem desenvolvida, carecem de fitomelano e, em geral, retêm uma estrutura celular na região interna da testa. Asparagales também pode ser diferenciada de Liliales pelas tépalas não-manchadas, nectários nos septos do ovário (em vez de na base das tépalas ou estames) e, às vezes, crescimento secundário anômalo (vs. ausência de crescimento secundário).

A ordem consiste em 14-25 famílias e cerca de 26.800 espécies; as principais famílias são **Orchidaceae**, Hypoxidaceae, **Iridaceceae**, **Amaryllidaceae**, **Alliaceae**, **Hyacinthaceae**, Laxmanniaceae, **Agavaceae**, **Asparagaceae**, **Convallariaceae**, **Asphodelaceae** e Hemerocallidaceae.

(A)

Asparagales: Amaryllidaceae
Galanthus nivalis: flor
(secção longitudinal; ovário ínfero)

(B)

Agave sp.: flor, frutos e sementes

Asparagales: Agavaceae
Agave americana: planta em flor

(C)

Asparagales: Iridaceae
Gladiolus sp.: flores
(3 estames)

(D)

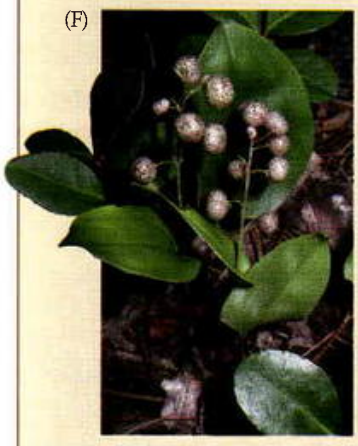
A. suffulta: mucilagem no interior da folha

Asparagales: Aspholdelaceae
Aloe vera: folhas e inflorescência

(E)

Asparagales: Alliaceae
Allium christophii: flores (ovário súpero)

(F)



Asparagales: Ruscaceae
Maianthemum canadense:
hábito; planta com frutos

(G)

Asparagales: Orchidaceae
Oncidium sphacelatum: flores

(H)

Asparagales: Ruscaceae
Sansevieria trifasciata:
planta em flor

PRANCHA 9.4 Monocotiledôneas
Asparagales

Chave para as Principais Famílias de Asparagales

1. Ovário ínfero 2
1. Ovário súpero. 6
2. Estames adnatos ao estilete, geralmente 1 ou 2; 1 peça periântica muito modificada formando o labelo; sementes sem endosperma; placentação geralmente parietal. . . . . **Orchidaceae**
2. Estames não adnatos ao estilete, geralmente 3 ou 6; todas as peças periânticas semelhantes ou as 3 mais externas ± diferenciadas das 3 mais internas; sementes com endosperma; placentação geralmente axial 3
3. Estames 3; folhas equitantes; testa sem pigmentação preta, com estrutura celular . . . . . **Iridaceae**
3. Estames, 6; folhas não equitantes; testa com epiderme obliterada, ou presença de testa com uma crosta preta 4
4. Inflorescências em escapo, umbeladas (ou reduzida a uma flor solitária); plantas bulbosas com raízes contráteis . . . . . **Amaryllidaceae**
4. Inflorescências paniculadas, racemosas, fasciculadas, ou reduzida a uma flor solitária, geralmente não escaposas; plantas rizomatosas ou cormosas, com raízes contráteis ou não. 5
5. Plantas com rosetas de folhas carnosas e fibrosas; cariótipo dimórfico, com 5 cromossomos grandes e 25 pequenos; nectários nos septos do ovário; raízes não contráteis . . . . . **Agavaceae** (Agavoideae)
5. Plantas não-suculentas, folhas finas e não marcadamente fibrosas; cariótipo não dimórfico; nectários ausentes; raízes geralmente contráteis . . . . . Hypoxidaceae
6. Fruto carnoso, baga 7
6. Fruto seco, duro ou coriáceo, geralmente cápsula ou do tipo noz e triangular 8
7. Folhas geralmente rudimentares na forma de pequenas escamas, plantas com cladódios verdes, cilíndricos a achatados; sementes pretas . . . . . **Asparagaceae**
7. Folhas geralmente ± grandes e fotossintéticas, caules cilíndricos, verdes a marrons, porém não sendo o principal órgão fotossintético da planta; sementes não pretas . . . . . **Ruscaceae** (vários gêneros herbáceos junto com plantas ± lenhosas, p. ex., Dracaeneae)
8. Sementes não pretas; células-guarda ricas em óleos; frutos secos, triangulares e do tipo noz . . . . . **Ruscaceae** (Nolineae)
8. Sementes pretas (com fitomelano); células-guarda sem óleos; frutos variados, mas geralmente cápsulas e nunca dos tipos supracitados 9
9. Plantas bulbosas; inflorescência em escapo (no topo de um entrenó alongado). 10
9. Plantas rizomatosas; inflorescência geralmente não escaposa 11
10. Inflorescência em umbela; plantas geralmente com cheiro de alho ou cebola . . . . . **Alliaceae**
10. Inflorescência com um eixo; plantas sem cheiro de alho ou cebola . . . . . **Hyacinthaceae**
11. Plantas com caule lenhoso (ou rizoma) e folhas fortemente fibrosas; anteras pequenas em relação aos filetes; cromossomos dimórficos (5 grandes e 25 pequenos) . . . . . **Agavaceae** (Yuccoideae)
11. Plantas com ou sem caule lenhoso; folhas não fortemente fibrosas; anteras não pequenas; cromossomos mais uniformes em tamanho 12
12. Pólen monossulcado; inflorescências indeterminadas formando racemos ou espigas simples ou compostas; sementes geralmente ariladas; folhas geralmente suculentas, com freqüência com uma conspícua região central gelatinosa, e freqüentemente com seiva colorida produzida por células especializadas associadas com os feixes vasculares das folhas; filetes não adnatos às tépalas . . . . . **Asphodelaceae**
12. Pólen tricotomossulcado, com abertura em forma de Y; ou, se monossulcado, então as inflorescências determinadas formando cimas escorpióides; sementes não ariladas; folhas finas, sem área gelatinosa e sem seiva colorida; filetes ± adnatos às tépalas . . . . . Hemerocallidaceae (inclui Phormiaceae e Johnsoniaceae)

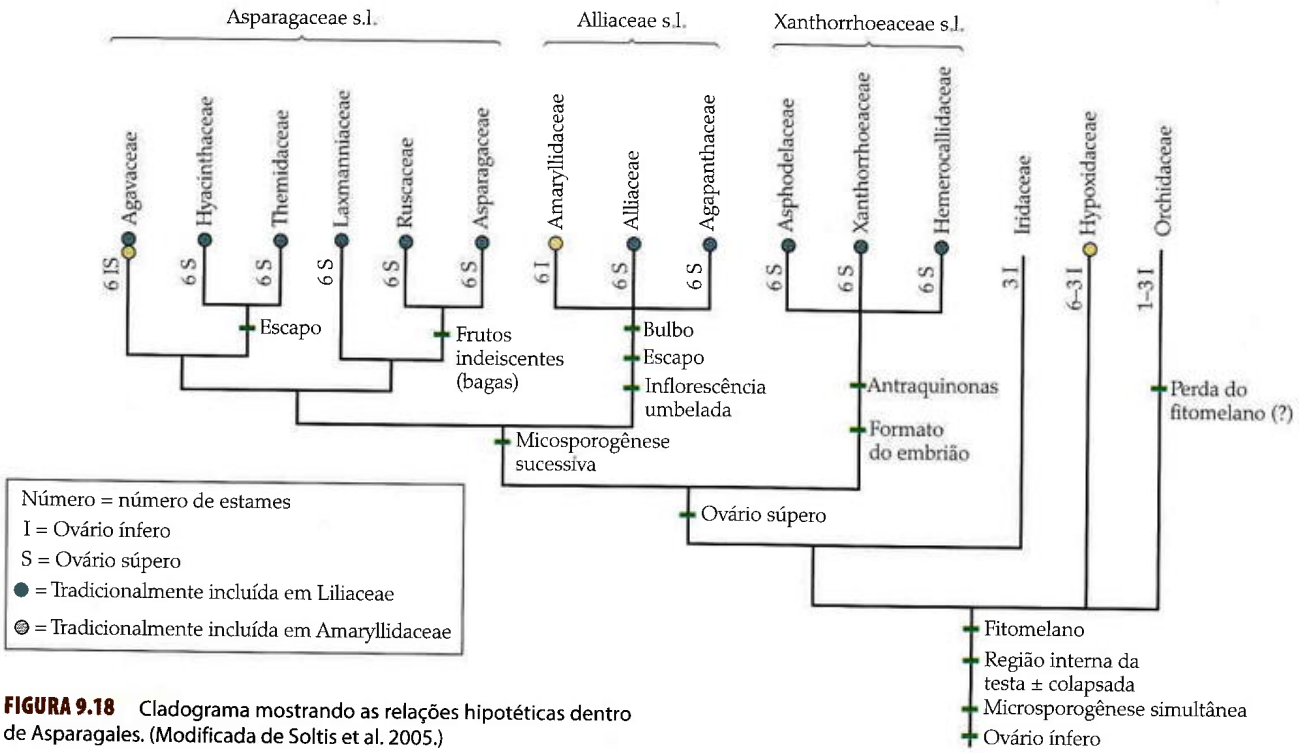


FIGURA 9.18 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Asparagales. (Modificada de Soltis et al. 2005.)

As relações dentro de Asparagales têm sido investigadas por Dahlgren e colaboradores (1985), Rudall e Cutler (1995), Chase e colaboradores (1995a, b, 1996); Stevenson e Loconte (1995), Rudall e colaboradores (1997a, b), Fay e colaboradores (2000), McPherson e Graham (2001), Graham e colaboradores (2006) e Pires e colaboradores (2006). Um agrupamento parafilético que inclui famílias como Orchidaceae, Hypoxidaceae, Iridaceae, Asphodelaceae e Hemerocallidaceae é caracterizado pela presença de microsporogênese simultânea (todos os quatro micrósporos se separam ao mesmo tempo após completar ambas as divisões meióticas). Dentro desse agrupamento, um clado contendo Alliaceae, Amaryllidaceae, Hyacinthaceae, Agavaceae, Asparagaceae e Ruscaceae apresenta microsporogênese sucessiva (Figura 9.18). Em tais famílias, uma placa celular é formada logo após a primeira divisão meiótica e uma segunda placa é formada em cada célula-filha após a segunda divisão meiótica (Dahlgren e Clifford 1982). Se a filogenia que hoje conhecemos se mantiver, temos aqui uma situação paradoxal e evolutivamente fascinante. Muitas das Asparagales "basais" apresentam um padrão de microsporogênese apomórfico (dentre as Monocotiledôneas), bem como ovário ínfero, que é também uma apomorfia. O padrão de microsporogênese e a posição do ovário na maioria das Asparagales "superiores" são como aqueles das monocotiledôneas mais basais!

Orchidaceae e Hypoxidaceae estão entre os primeiros clados divergentes de Asparagales. Hemerocallidaceae é próxima de Asphodelaceae e Xanthorrhoeaceae, e todas as três famílias apresentam antraquinonas e plântula com cotilédone não-fotossintético. Alliaceae, Amaryllidaceae e Agapanthaceae devem formar um clado, diagnosticado por apresentar bulbos, inflorescências umbeladas com brácteas espatáceas sobre longos escapos, e também seqüências de cpDNA (Fay et al. 2000). Ruscaceae e Asparagaceae devem estar relacionadas, fato talvez evidenciado pela presença em comum de frutos carnosos e indeiscentes; tal relação recebe apoio preliminar de algumas análises de seqüências de DNA (Chase et al 1995a,b, 1996, 2000; Fay et al. 2000). Por fim, Themidaceae, Hyacinthaceae e Agavaceae formam um clado (ver Fay et al. 2000), embora a caracterização morfológica não seja clara. Este clado é aparentemente o grupo-irmão de uma clado formado por Ruscaceae + Asparagaceae + Laxmanniaceae.

A delimitação de algumas famílias ainda não está clara e alguns botânicos têm proposto que muitas das famílias aqui reconhecidas sejam combinadas. Como não existem critérios absolutos para determinar hierarquias (ver Capítulo 3 e Apêndice 1), esta é realmente uma decisão taxonômica arbitrária, embora fatores como facilidade de reconhecimento e suporte para a monofilia de cada grupo devessem ser considerados. Este último, é claro, é vital. O reconhecimento de grupos monofiléticos internos e a determinação dos seus caracteres diagnósticos são os pontos mais importantes. Quais destes grupos deveriam ser considerados "famílias" e quais deveriam ser reconhecidos como "subfamílias", etc. apresenta menor importância. Assim, alguns botânicos tratam Alliaceae, Amaryllidaceae e Agapanthaceae, que juntas constituem um clado bem sustentado, como uma única família: Alliaceae s.l. Como discutido acima (ver também os tratamentos das famílias), o fato de os três grupos serem proximamente relacionados está além de qualquer dúvida, e é uma decisão arbitrária considerá-las tanto como três famílias proximamente relacionadas quanto como três clados dentro de uma família mais

amplamente circunscrita. Do mesmo modo, alguns botânicos combinam Xanthorrhoeaceae, Asphodelaceae e Hemerocallidaceae, reconhecendo-as como três clados dentro de uma Xanthorrhoeaceae amplamente circunscrita. Por fim, tem-se sugerido (ver Angiosperm Phylogeny Group 2002) que Agavaceae, Asparagaceae, Hyacinthaceae, Ruscaceae, Themidaceae e algumas outras poucas e pequenas famílias possam ser combinadas, resultando em uma Asparagaceae s.l.

Quando utilizar os tratamentos das famílias fornecidos neste texto, lembre-se que representam clados. Na sua aula de sistemática lhe será requerido que conheça o nome e os caracteres diagnósticos de cada um desses grupos, somente de alguns deles ou de subgrupos deles, ou seu professor poderá focar-se em clados mais abrangentes, tais como os grupos discutidos acima. Os clados dentro de Asparagales considerados neste livro (ver Chave para Asparagales) podem ser tratados como (1) Asparagaceae, Ruscaceae, Asphodelaceae, Hemerocallidaceae, Agavaceae, Hyacinthaceae, Alliaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae, Hypoxidaceae e Orchidaceae (num total de 11 famílias); ou como (2) Asparagaceae s.l., Alliaceae s.l., Xanthorrhoeaceae s.l., Iridaceae, Hypoxidaceae e Orchidaceae (num total de 6 famílias). Uma situação semelhante – como conseqüência de uma falta de consenso na comunidade botânica sobre o número de "clados significativos" – acontece também em muitas outras ordens, especialmente Liliales, Malpighiales, Cornales, Lamiales e Dipsacales.

Referências adicionais: Huber 1977; Judd 2000; Tomlinson and Zimmerman 1969; Zomlefer 1998.

Asparagaceae A. L. de Jussieu
(Família do aspargo)

Ervas rizomatosas a arbustos, ou lianas; *caules lenhosos perenes ou anuais, geralmente verdes, aqueles associados com folhas reduzidas a escamas formam filocládios foliáceos*, ou caules reduzidos; presença de saponinas esteróides e óleos aromáticos. Pêlos simples. *Folhas alternas e espiraladas, simples, inteiras, geralmente reduzidas, ± escamiformes, com uma espora espinhosa na base*, venação inconspícua; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma única flor, axilares. Flores bissexuais ou unissexuais (plantas monóicas ou dióicas), radiais, geralmente pequenas. *Tépalas, 6, ± livres, petalóides*, imbricadas. *Estames, geralmente 6*, representados por estaminódios nas flores carpeladas; filetes livres a conatos adnatos às tépalas; grãos de pólen monossulcados. *Carpelos, 3, conatos, ovário súpero, com placentação axial*; estigma, geralmente 1, capitado a 3-lobado. Nectários nos septos do ovário. Óvulos, 1 a muitos em cada lóculo, anátropos a ± ortótropos; **megagametófito curvo-assimétrico**. *Fruto geralmente baga com poucas sementes*; sementes angulosas a ± globosas, *testa com fitomelano* (crosta preta) e camadas mais internas colapsadas.

Fórmula floral:

*, T–6–, A(6), G(3), cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída no Velho Mundo, desde a Europa e África até o Leste da Ásia, Malásia e Austrália (*Asparagus*), é disjunta no México (*Hemiphylacus*). A família é característica de regiões de climas áridos a mediterrâneos.

Gêneros/espécies: 2/305. ***Principais gêneros:*** *Asparagus* (300 spp.). A família está representada no Estados Unidos e no Canadá por apenas quatro espécies naturalizadas de *Asparagus*.

Importância econômica e produtos: os ramos jovens de *Asparagus officinalis* são consumidos como legumes. Numerosas espécies de *Asparagus* são utilizadas na medicina; muitas são ornamentais, como por exemplo, *A. aethiopicus* e *A. setaceus*.

Discussão: a monofilia de Asparagaceae é sustentada por alguns poucos caracteres embriológicos, isto é, o megagametófito é curvo-assimétrico, o que se acentua durante o desenvolvimento, e o óvulo apresenta epiderme nucelar persistente de células largas e ricas em citoplasma (Rudall et al. 1998). A maior parte das espécies pertence ao gênero *Asparagus*, um clado diagnosticado por muitas e distintas especializações morfológicas (folhas reduzidas às escamas não-fotossintéticas que levam nas axilas filocládios solitários ou agrupados, estes cilíndricos a achatados e frutos bacáceos). Análises filogenéticas baseadas em DNA (Chase et al. 1995a, 1996; Fay et al. 2000; Rudall et al. 1997a,b) também sustentam a monofilia de Asparagaceae (incluindo Asparagus e *Hemiphylacus*).

Os órgãos fotossintéticos e achatados de *Asparagus* têm sido objeto de muito estudo e de grande controvérsia (ver Judd 2002; Kubitzki e Rudall 1998); no entanto, a maioria dos autores os consideram caules achatados, um ponto de vista aqui aceito. É notável que ramos fotossintéticos semelhantes tenham evoluído independentemente em *Ruscus* e outros *taxa* afins de Ruscaceae. Certamente, Ruscaceae e Asparagaceae estão proximamente relacionadas.

As flores de *Asparagus* são polinizadas por abelhas e coleópteros variados; os frutos, geralmente vermelhos, azuis ou pretos, são dispersos por aves.

Ruscaceae M. Roemer
(Família da dracena)

Ervas rizomatosas a árvores; caules às vezes com crescimento secundário anômalo, às vezes com canais resinífero, ocasionalmente achatados e fotossintéticos (filocládios); presença de saponinas esteróides. Pêlos simples. *Folhas* geralmente alternas e espiraladas, ao longo do caule ou em roseta basal, simples, inteiras, *com venação paralela*, ocasionalmente pecioladas, invaginantes na base; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma única flor, terminais ou axilares. *Flores* bissexuais, radiais, *em geral pequenas. Tépalas, (4) 6, livres, ou mais comumente conatas e perianto urceolado a campanulado ou em forma de roda*, petalóides, *não manchadas*, imbricadas. *Estames, (4) 6*; filetes livres ou ocasionalmente conatos, com freqüência adnatos

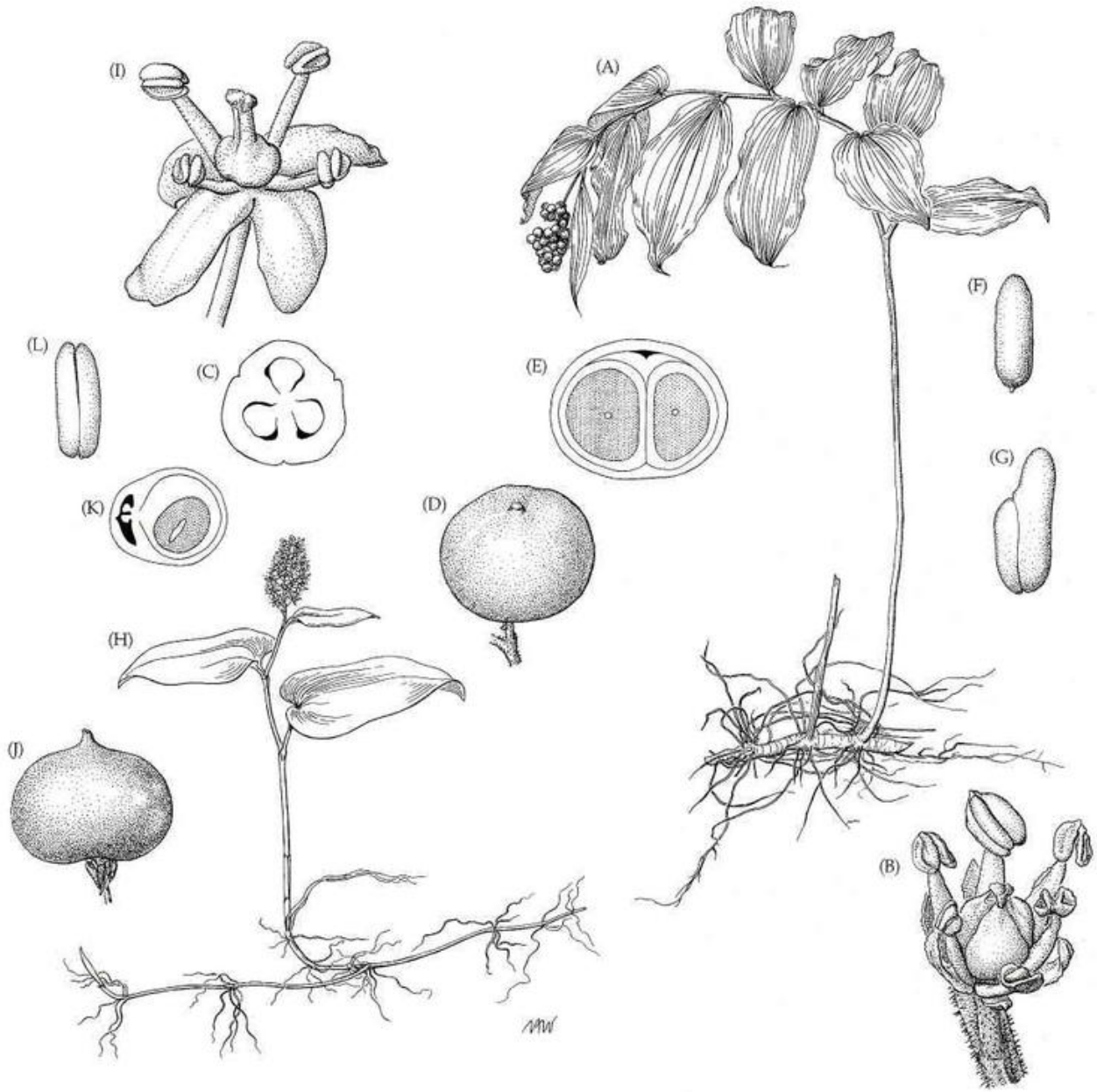


FIGURA 9.19 Ruscaceae. *Maianthemum racemosum:* (A) planta com rizoma (× 0,3); (B) flor (× 12); (C) ovário em secção transversal (× 18); (D) baga (× 3,5); (E) baga em secção transversal, embrião no centro do endosperma (em destaque) de cada semente (× 3,5); (F,G) embrião e embrião duplo (× 12). *M. canadense:* (H) rizoma e caule florido (× 6); (I) flor (× 12); (J) baga (× 3,5); (K) baga em secção transversal, com dois óvulos abortivos no lóculo esquerdo e uma única semente com embrião desenvolvido à direita (endosperma em destaque) (× 3,5); (L) embriões gêmeos de uma única semente (× 12). (Fonte: Judd 2003, *Harvard Pap.* Bot. 7(2): p.131.)

às tépalas; grãos de pólen monossulcados ou sem abertura. *Carpelos, (2) 3, conatos; ovário geralmente súpero, com placentação axial*; 1 estigma, captado a 3-lobado. *Nectários nos septos do ovário.* Óvulos, 2 a muitos por lóculo, anátropos a ortótropos. *Fruto geralmente baga com poucas sementes;* sementes ± globosas, **testa** com epiderme externa sem estrutura celular, e **sem fitomelano** (crosta preta), e camadas internas colapsadas (Figura 9.19).

Fórmula floral:

*, T(6), A6, G③; baga, ou fruto seco triangular do tipo noz

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões temperadas a tropicais; as espécies herbáceas com freqüência ocorrem em sub-bosque de florestas úmidas, e as lenhosas, em regiões áridas.

Gênero/espécies: 28/500. ***Principais gêneros:*** *Dracaena* (80 spp.), *Polygonatum* (50), *Sansevieria* (50), *Maianthemum* (33), *Ophiopogon* (30) e *Nolina* (25). A família é representada nos Estados Unidos e/ou no Canadá pelos gêneros *Convallaria, Maianthemum, Polygonatum, Nolina, Dasylirion* e *Sansevieria*.

Importância econômica e produtos: muitos gêneros, incluindo *Aspidistra, Convallaria, Dracaena* (dracena), *Liriope, Maianthemum* (Prancha 9.4F), *Polygonatum, Ophiopogon* e *Sansevieria* (espada-de-são-jorge; Prancha 9.4H) são utilizados como plantas ornamentais.

Discussão: Ruscaceae é aqui amplamente circunscrita, incluindo Convallariaceae, Nolinaceae e Dracaenaceae, tal como sugerido por Chase et al. (1995a, 1996, 2000), Rudall et al. (2000b), Fay et al. (2000) e Judd (2003). A monofilia da família é sustentada por caracteres de DNA (Chase et al. 1995a, 2000; Bogler e Simpson 1995, 1996; Rudall et al. 1997a,b, 2000b; Yamashita e Tamura 2000; Fay et al. 2000) e pela falta de fitomelano nas sementes. Ruscaceae s.l. é o grupo-irmão de Asparagaceae (Bogler e Simpson 1996; Chase et al. 1995a, 1996, 2000; Fay et al. 2000).

Os *taxa* herbáceos de Ruscaceae formam um complexo parafilético (Bogler e Simpson 1996; Conran 1989; Rudall et al. 2000b; Yamashita e Tamura 2000) do qual derivam dois clados lenhosos, Nolineae (*Nolina, Dasylirion, Calibanus* e *Beaucarnea*) e Dracaeneae (*Dracaena* e *Sansevieria*). A monofilia do grupo *Nolina* (Nolineae) é sustentada pelos frutos secos, triangulares e do tipo noz, pelas folhas com diminutas elevações longitudinais e células-guarda contendo grande quantidade de óleo. A monofilia de *Dracaena* e *Sansevieria* (Dracaeneae) é sustentada pela presença de canais resiníferos nas folhas e na casca, que freqüentemente ficam manchadas de vermelho-escuro ou alaranjado. Daqui deriva o nome "sangue-de-dragão" utilizado para denominar a seiva de algumas espécies de *Dracaena*.

Dentre os gêneros herbáceos, *Ruscus, Semele* e *Danaë* (as Rusceae) são característicos, pois apresentam caules achatados fotossintéticos e folhas reduzidas à escamas. Com freqüência são confundidos com membros de Asparagaceae, mas carecem de fitomelano na testa da semente. Tradicionalmente Ruscaceae abrangia apenas este três pequenos gêneros herbáceos.

Membros de Polygonateae, como *Maianthemum* e *Polygonatum*, são facilmente reconhecidos pelo hábito distinto (e sinapomórfico) (ver Figura 9.19 e Prancha 9.4F).

Estas plantas apresentam folhas largas ao longo de caules aéreos, que estão conectados por um sistema de rizomas simpodiais. *Liriope, Ophiopogon* e *taxa* afins (Ophiopogoneae) são notáveis porque os frutos abrem precocemente e expõem as sementes com uma sarcotesta. Tais gêneros apresentam rizomas simpodiais com densos agrupamentos de folhas com aspecto de gramíneas; e carecem de caule aéreo. Estas ervas foliáceas, junto com outras, como *Convallaria* e *Aspidistra*, têm sido freqüentemente incluídas em "Convallariaceae".

As pequenas flores da maioria das Ruscaceae são polinizadas por insetos, especialmente abelhas e vespas, que coletam néctar ou pólen. As bagas coloridas geralmente são dispersas por aves. Os frutos secos e angulosos de *Nolina* e *taxa* afins são dispersos pelo vento.

Referências adicionais: Bogler 1998; Bos 1998; Conran and Tamura 1998.

Agavaceae Dumortier
(Família da yuca e do agave)

Geralmente *grandes ervas em roseta, árvores ou arbustos*, rizomatosos; caules com *crescimento secundário anômalo*; presença de cristais de oxalato de cálcio semelhantes a rafídeos; presença de saponinas esteróides. Pêlos simples. *Folhas* alternas e espiraladas, *em rosetas, na base ou no ápice dos ramos*, simples, geralmente suculentas, inteiras a serrado-espinhosas e *geralmente com espinho agudo no ápice*, com venação paralela, *os feixes vasculares freqüentemente associados com fibras rígidas e grossas*, invaginantes na base; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, *em geral paniculadas*, terminais. Flores muitas vezes bissexuais, radiais a ligeiramente bilaterais, freqüentemente vistosas. *Tépalas, 6, livres a conatas*, e então perianto tubuloso a campanulado, imbricadas, *petalóides, não manchadas (geralmente brancas a amarelas). Estames, 6*; filetes livres, às vezes adnatos ao perianto; grãos de pólen monossulcados. *Carpelos 3, conatos; ovário súpero a ínfero* com placentação axial; estigma diminuto, captado a 3-lobado; óvulos ± numerosos em cada lóculo. *Nectários nos septos do ovário. Fruto cápsula loculicida*, mas às vezes carnoso e bacóide; *sementes achatadas, a testa com uma crosta preta (fitomelano*; Prancha 9.4B) e camadas mais internas ± colapsadas; *cariótipo geralmente com 5 cromossomos grandes e 25 pequenos* (ver Figura 4.23).

Fórmula floral:

* ou X, T(6), A6, $\underline{G(3)}$; cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões subtropicais a tropicais do Novo Mundo e especialmente diversa no México; introduzida no Velho Mundo; característica de hábitats áridos e semi-áridos.

Gêneros/espécies: 25/637. ***Principais gêneros:*** *Agave* (300 spp.), *Chlorophytum* (150), *Anthericum* (65), *Yucca* (40) e *Hosta* (40). A família é representada nos Estados Unidos e/ou no Canadá por *Agave, Camassia, Chlorogalum, Furcraea, Hastingia, Hesperoalloe, Hesperocallis, Hesperoyucca, Manfreda, Schoenolirion* e *Yucca*.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Agave* (sisal), *Furcraea* e *Yuccca* são usadas como fontes de fibras, e algumas espécies de *Agave* são fermentadas para

produzir tequila e mescal. *Agave* e *Yucca* contêm saponinas esteróides e por isso são utilizados na elaboração de contraceptivos orais. Muitos gêneros, incluindo *Agave* (Prancha 9.4B), *Hosta, Manfreda, Polianthes* e *Yucca* são utilizados como plantas ornamentais.

Discussão: Agavaceae está relacionada com Hyacinthaceae e Themidaceae, e o posicionamento filogenético de alguns gêneros é problemático. Contudo, caracteres tanto fenotípicos quanto de DNA sustentam a monofilia da família (Bogler et al. 2006; Bogler e Simpson 1995, 1996; Chase et al. 2000; Pires et al. 2004). *Camassia, Hastingsia* e *Chlorogalum* (normalmente tratados em Hyacinthaceae, como subfamília Chlorogaloideae) e *Hosta* (geralmente localizado em Hostaceae) são aqui considerados parte de Agavaceae (ver Bogler e Simpson 1995, 1996; Bogler et al. 2006; Chase et al. 1995a, 2000; Pfosser e Speta 1999). *Hosta* é um gênero de ervas rizomatosas com folhas de lâmina larga com nervuras paralelas proeminentes, racemos assimétricos com flores semelhantes a lírios e cápsulas com semente negras. Esses quatro gêneros também apresentam um característico cariótipo bimodal. Dados moleculares (Chase et al. 1995a, 2000; Rudall et al. 1997b) também sustentam a inclusão de *Anthericum, Chlorophytum* e *taxa* afins (geralmente incluídos em Anthericaceae), um grupo de erva rizomatosas com folhas em roseta basal, o que leva à uma Agavaceae amplamente delimitada, que não é facilmente caracterizada.

As espécies lenhosas de Agavaceae são geralmente divididas em Yuccoideae (p. ex., *Yucca, Hesperoalloe, Hesperoyucca*) com ovário súpero e anteras diminutas, e Agavoideae (p. ex., *Agave, Furcraea, Manfreda* e *Polianthes*), com ovário ínfero e anteras alongadas (Dahlgren et al. 1985); ambas são monofiléticas (Bogler e Simpson 1995; 1996). A família foi diferentemente circunscrita por Cronquist (1981), quem incluiu gêneros que são aqui considerados como parte de Ruscaceae (*Nolina, Dasylirion, Beaucarnea, Dracaena* e *Sansevieria*) e de Laxmanniaceae (*Cordyline*). Assim definida, a família é morfologicamente heterogênea e claramente polifilética, unificada apenas pelo hábito lenhoso (Dahlgren et al. 1985, Chase et al. 1995a,b; Bogler e Simpson 1995, 1996; Rudall et al. 1997).

As conspícuas flores de *Yucca* e *Hesperoyucca* são visitadas por pequenas mariposas do gênero *Tegeticula* (ver Figura 4.23). Outros gêneros de Agavaceae são polinizados por aves (muitas espécies de *Beschornea*) ou morcegos (muitas espécies de *Agave*). As sementes pretas são tipicamente dispersas pelo vento, e os frutos carnosos de algumas espécies são dispersos por animais.

Referências adicionais: Baker 1986; McKelvey and Sax 1933;Verhoek 1998.

Hyacinthaceae Batsch ex Borkh
(Família do jacinto)

Ervas **com bulbos** e *raízes contráteis* com saponinas esteróides, *presença de esteróides venenosos* (bulfodienólidos e cardenólidos) e células ou canais de mucilagem. Pêlos simples. *Folhas alternas e espiraladas, em roseta basal, simples, inteiras, com venação paralela,* invaginantes na base; estípulas ausentes. *Inflorescência indeterminada (geralmente racemo), sobre um escapo.* Flores bissexuais, em geral radiais, freqüentemente vistosas. *Tépalas, 6,* livres a conatas e, neste caso, perianto campanulado a tubuloso, imbricadas, petalóides, não manchadas. *Estames 6;* filetes livres a conatos, às vezes adnatos às tépalas; grãos de pólen monossulcados. *Carpelos 3, conatos, ovário súpero;* 1 estigma, captado a 3-lobado. Óvulos 1 a numerosos em cada lóculo. Nectários nos septos do ovário. *Fruto cápsula loculicida;* sementes globosas a achatadas, ocasionalmente com estruturas arilóides, a testa da semente costuma apresentar fitomelano e as camadas mais internas comprimidas ou colapsadas.

Fórmula floral: *, T(6-), A(6), G(3), cápsula

Distribuição: amplamente distribuída da Europa e África até a Ásia, em regiões temperadas a tropicais, embora mais diversas em climas mediterrâneos (com pronunciada estação seca no verão).

Gêneros/espécies: 63/850. ***Principais gêneros:*** *Ornithogalum* (200 spp.), *Drimia* (100), *Albuca* (50), *Muscari* (50) e *Scilla* (30). Umas poucas espécies de *Muscari, Ornithogalum* e *Scilla* estão naturalizadas nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: muitos gêneros, p. ex., *Urginea* e *Thuranthos*, são utilizados na medicina devido a seus cardenólidos. Espécies dos gêneros *Scilla, Muscari, Hyacinthus, Puschkinia, Hyacinthoides, Eucomis* e *Galtonia* são cultivadas como ornamentais.

Discussão: a monofilia de Hyacinthaceae é sustentada por caracteres moleculares, que também sustentam a exclusão de *Camassia, Chlorogalum* e *taxa* afins da subfamília Chlorogaloideae (Chase et al. 1995a; Speta 1998). Esses gêneros são aqui considerados como integrantes herbáceos de Agavaceae, e podem ser separados de Hyacinthaceae s.s. pelo cariótipo bimodal e pela combinação de sementes mais ou menos globosas com testa firmemente adesiva, tépalas geralmente multinervadas e estigmas claramente 3-lobados. A exata localização de Hyacinthaceae em Asparagales não está clara, mas provavelmente esteja relacionada com Themidaceae, e essas duas famílias devem estar associadas ou com Agavaceae ou (menos provável) com o clado Alliaceae + Amaryllidaceae (Chase et al. 1995a, 2000; Fay et al. 2000; Rudall et al. 1997a, b; Soltis et al. 2000). Tais incertezas fazem com que a determinação de sinapormorfias morfológicas seja problemática, embora a presença de bulbos e esteróides venenosos seja notável. A inflorescência indeterminada, muitas vezes racemosa ou em espiga, separa facilmente este grupo de Themidaceae, Alliaceae e Amaryllidaceae, as quais apresentam inflorescência umbelada. O hábito herbáceo e a presença de bulbos distinguem a família de Agavaceae.

Hyacinthaceae compreende quatro subfamílias monofiléticas; as maiores são Ornithogaloideae (brácteas grandes, cristais de proteína no núcleo, abrangendo apenas *Ornithogalum*) e Hyacinthoideae (brácteas geralmente pequenas,

cristais de proteínas ausentes, *Muscari, Scilla, Puschkinia, Massonia, Eucomis, Hyacintus, Hyacinthoides*). As delimitações genéricas são controversas (Manning et al. 2004; Pfosser e Speta 1999; Wetsching e Pfosser 2003).

As vistosas flores são polinizadas por uma ampla gama de insetos (abelhas, vespas, moscas, mariposas) bem como por aves, e tanto néctar como pólen são oferecidos como recompensas florais. A reprodução assexuada ocorre ocasionalmente (agamospermia ou produção de bulbilhos). A dispersão das sementes deve ser realizada pela água, pelo vento ou por formigas.

Alliaceae Borkh.
(Família do alho e da cebola)

Ervas bulbosas e com raízes contráteis (ou em *Tulbaghia*, com rizoma); caules reduzidos; **elementos de vasos com perfurações simples; presença de laticíferos (e látex ± translúcido)**; com saponias esteróides; **com compostos sulfurosos com cheiro de alho ou cebola, tais como alil sulfitos, propionaldeído**, propiontiol e vinil dissulfeto. Pêlos simples. Folhas alternas, geralmente dísticas, ± basais, simples, cilíndricas, angulosas ou achatadas, inteiras, com venação paralela, invaginantes na base; estípulas ausentes. *Inflorescências* determinadas, compostas de uma ou mais cimas helicóides contraídas, *parecendo ser umbela, subtendidas por algumas brácteas espatáceas e membranosas, terminais, no ápice de um longo escapo*. Flores bissexuais, radiais ou bilaterais, freqüentemente vistosas; **as flores não estão associadas com brácteas**. *Tépalas 6, livres a conatas*, e então o perianto campanulado a tubuloso, imbricadas, *petalóides, não manchadas*; às vezes presença de uma corona (expansão do perianto). *Estames 6* (3); filetes livres a conatos, às vezes adnatos às tépalas, às vezes apendiculados; grãos de pólen monossulcados. *Carpelos 3, conatos; ovário súpero*, com placentação axial (Prancha 9.4B); 1 estigma, capitado a 3-lobado. Óvulos, 2 a numerosos em cada lóculo, anátropos a campilótropos. *Nectários nos septos do ovário. Fruto cápsula loculicida; sementes* globosas a angulosas, *testa com fitomelano* e camadas internas comprimidas ou colapsadas; embrião ± curvo.

Fórmula floral: * ou X, T(6), A(6), G(3); cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões temperadas a tropicais; freqüentemente em hábitats semi-áridos.

Gêneros/espécies: 13/645. ***Principais gêneros:*** *Allium* (550 spp.), *Ipheion* (25) e *Tulbaghia* (24). A família é representada nos Estados Unidos e/ou no Canadá por *Allium* e *Nothoscordum*.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Allium* (alhos, cebolas, etc.) são importantes legumes ou saborizantes. Sua seiva é ligeiramente anti-séptica, e muitos são usados medicinalmente. Alguns gêneros, incluindo *Allium, Gilliesia, Ipheion* e *Tulbaghia*, são cultivados como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia de Alliaceae é sustentada por caracteres morfológicos, químicos, seqüências de *rbcL* (Fay e Chase 1996) e seqüências de ITS (Friesen et al. 2006). Alliaceae está proximamente relacionada com Amaryllidaceae e Agapanthaceae. Todas as três famílias são ervas bulbosas com inflorescências terminais umbeliformes, subtendidas por brácteas espatáceas e dispostas em um escapo conspícuo; todos esses caracteres são provavelmente sinapomórficos. Análises cladísticas sustentam uma relação próxima entre essas famílias (Chase et al. 1995a,b; Fay e Chase 1996; Fay et al. 2000; Pires e Sytsma 2002). Alliaceae e Agapanthaceae às vezes são incluídas em uma Amaryllidaceae expandida (Hutchinson 1934, 1973), uma decisão que tem o mérito do ponto de vista prático, pois todas essas plantas apresentam muitos caracteres em comum.

Embora *Agapanthus* (Agapanthaceae) apresente ovário súpero como o de Alliaceae, carece dos compostos sulfurosos, e seqüências de cpDNA não sustentam sua localização dentro de Alliaceae s.s. (Chase et al. 1995a; Fay et al. 2000). Themidaceae, que contém ervas cormosas e inclui *Dichelostemma, Tritelea* e *Brodiaea*, tem sido freqüentemente situada dentro de Alliaceae (Dahlgren et al. 1998). Análises cladísticas recentes têm indicado que esses gêneros estão mais proximamente relacionados com Hyacinthaceae do que com Alliaceae (Chase et al. 1995a; Fay e Chase 1996; Rudall et al. 1997a,b; Fay et al. 2000). Caracteres embriológicos não sustentam uma relação próxima entre Alliaceae e Themidaceae (Berg 1996).

As vistosas flores de Alliaceae são polinizadas por insetos (sobretudo abelhas e vespas). As sementes são predominantemente dispersas pelo vento ou pela água. Algumas espécies produzem bulbilhos nas inflorescências.

Referências adicionais: Mann 1959; Rahn 1998.

Amaryllidaceae J. St. Hilaire
(Família do amarilis)

Ervas bulbosas com raízes contráteis; caules reduzidos, elementos de vaso com perfurações escalariformes; **presença de alcalóides característicos do tipo "amarilis"**. Pêlos simples. Folhas alternas, geralmente dísticas, ± basais, simples, achatadas, inteiras, com venação paralela, às vezes diferenciadas em lâmina e pecíolo, invaginantes na base; estípulas ausentes. *Inflorescências* determinadas, compostas de uma ou mais cimas helicóides contraídas, e *parecendo ser uma umbela*, às vezes reduzidas a uma flor solitária, *subtendidas por algumas brácteas espatáceas membranosas, terminais, sob um longo escapo. Flores* bissexuais, radiais a bilaterais, *vistosas, associadas com brácteas filiformes. Tépalas 6, livres a conatas*, imbricadas, *petalóides, não manchadas*, às vezes com a presença de uma corona (expansão do perianto). *Estames 6*; filetes livres a conatos, às vezes adnatos ao perianto, às vezes apendiculados (e formando uma corona estaminal); grãos de pólen monossulcados ou bissulcados. *Carpelos 3, conatos*; **ovário ínfero** com placentação axial; 1 estigma, diminuto a captado ou 3-lobado. Óvulos ± numerosos em cada lóculo, às vezes com 1 tegumento. *Nectários geralmente nos septos do ovário. Fruto cápsula loculicida* ou ocasionalmente uma baga; sementes secas a carnosas, achatadas a globosas e às vezes aladas, *testa geralmente como um crosta preta ou azul*, mas o fitomelano às vezes está ausente e a epiderme mais externa carece de estrutura celular, camadas mais internas também ± colapsadas; embrião às vezes curvo.

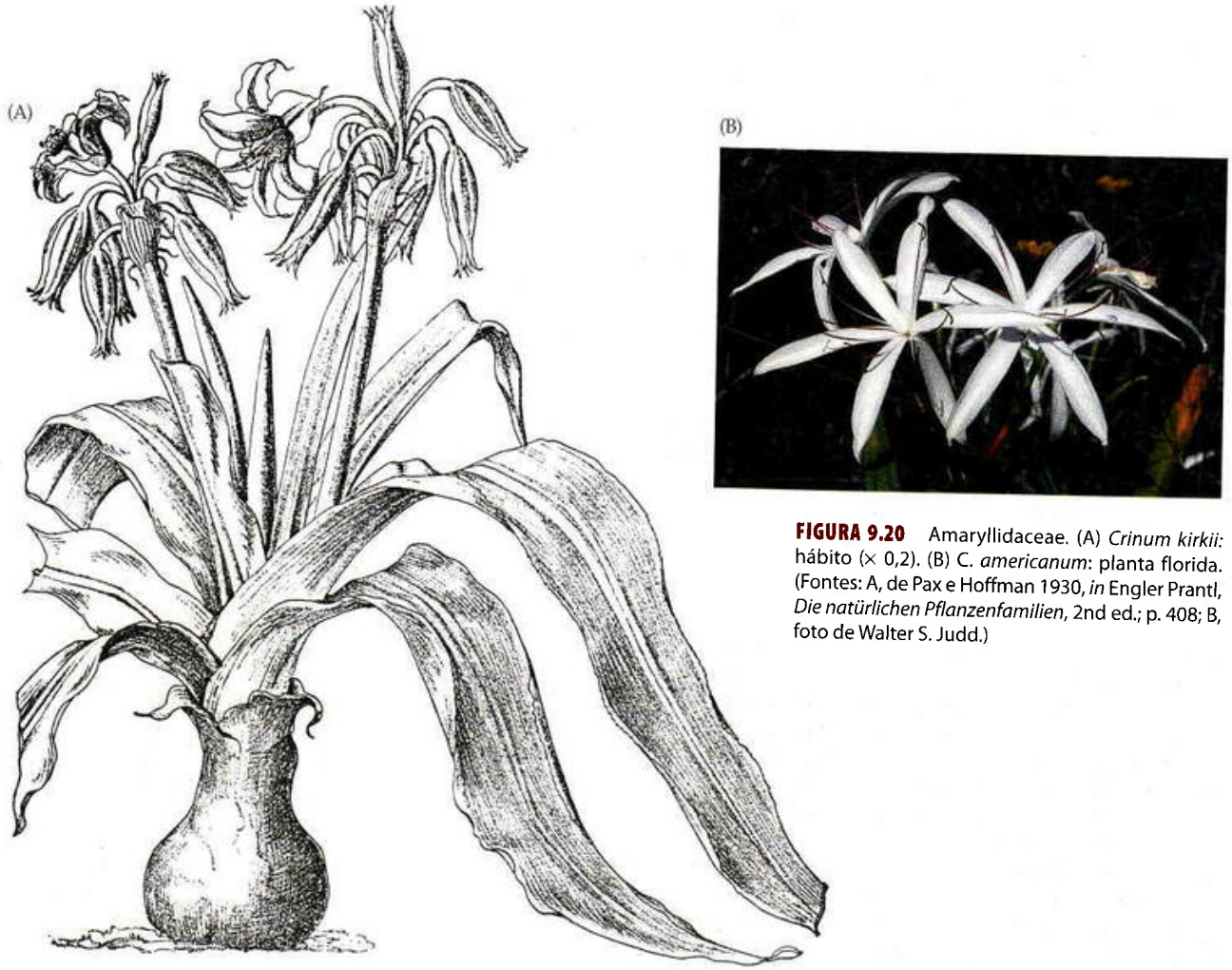


FIGURA 9.20 Amaryllidaceae. (A) *Crinum kirkii*: hábito (× 0,2). (B) C. *americanum*: planta florida. (Fontes: A, de Pax e Hoffman 1930, *in* Engler Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd ed.; p. 408; B, foto de Walter S. Judd.)

Fórmula floral:

* ou X, T(6), A(6), G(3); cápsula

Distribuição: amplamente distribuída de regiões temperadas a tropicais, e especialmente diversas na África do Sul, na região Andina da América do Sul e na região do Mediterrâneo.

Gêneros/espécies: 59/870. ***Principais gêneros:*** *Crinum* (130 spp.), *Hippeastrum* (70), *Zephyranthes* (60), *Hymenocallis* (50), *Cyrtanthus* (50), *Haemanthus* (40) e *Narcissus* (30). Os gêneros *Crinum* (Figura 9.20), *Hymenocallis*, *Narcissus* (cultivado) e *Zephyranthes* são comuns nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: a família inclui numerosos gêneros ornamentais: *Crinum*, *Eucharis* (lírio-da-amazônia), *Galanthus*, *Haemanthus*, *Hyppeastrum* (açucenas), *Hymenocallis*, *Narcissus* (narcisos), *Zephyranthes*, *Cyrtanthus*, *Amaryllis* (amarilis, bela-dona) e *Nerine*.

Discussão: a monofilia de Amaryllidaceae é sustentada por compostos químicos secundários (alcalóides do tipo amarilis), pelo ovário ínfero (Prancha 9.4A) e por seqüências de DNA (Chase et al. 1995a; Meerow e Suijam 1998; Meerow et al. 1999a,b). Caracterizações das tribos que compõem a família foram elaboradas por Meerow (1995), Meerow et al. (1999a,b, 2000a,b) e Meerow e Suijman (1998, 2006). Amaryllideae (*Amaryllis*, *Nerine*, *Crinum* e gêneros afins) são o grupo-irmão dos demais gêneros. Amaryllideae é facilmente reconhecida pelas seguintes apomorfias: presença de bainha de esclerênquima no escapo, pólen bissulcado com exina espinhosa, óvulos com um único tegumento, sem dormência, sementes aquosas que carecem de fitomelano e apresentam embrião verde. Dentre os demais gêneros, Haemantheae (p. ex., *Haemanthus* e *Clivia*) é diagnosticada pelos frutos tipo baga e por sua distribuição africana, enquanto o resto dos gêneros compõe um clado americano-euro-asiático. Um grande conjunto de gêneros americanos (*Hymenocallis*, *Eucharis*, *Habranthus*, *Zephyranthes*, *Hyppeastrum* e *Griffinia*) provavelmente forma um grupo monofilético. Estes podem ser reconhecidos por suas brácteas espatáceas obvolutas (p. ex., duas brácteas se sobrepõem no botão de modo que cada bráctea possui uma metade interna e a outra externa). Os gêneros euro-asiáticos,

tais como *Lycoris*, *Narcissus*, *Leucojum* e *Galanthus*, formam um clado que carece de suporte morfológico evidente.

As vistosas flores de Amaryllidaceae são polinizadas por abelhas, vespas, mariposas, borboletas e aves; a maioria apresenta polinização cruzada, mas também ocorre autopolinização. As sementes geralmente são dispersas pelo vento ou pela água, mas em alguns *taxa*, tais como *Eucharis* subg. *Eucharis*, as sementes azuis contrastam com as cápsulas de cor alaranjado-brilhante, o que promove a dispersão por aves. Sementes grandes, carnosas e sem fitomelano evoluíram muitas vezes dentro da família. Algumas são dispersas pela água.

Asphodelaceae A. L. de Jussieu
(Família do aloé-vera ou babosa)

Ervas rizomatosas, árvores ou arbustos; os caules freqüentemente apresentam crescimento secundário anômalo; *com freqüência apresentam antraquinonas*. Pêlos simples. *Folhas* alternas, espiralas ou dísticas, *em rosetas na base ou no ápice dos ramos*, simples, *freqüentemente suculentas, inteiras a serrado-espinhosas*, com venação paralela; *com freqüência os feixes vasculares (como pode ser visto em secção transversal) estão dispostos em anel ao redor de um tecido parenquimatoso mucilaginoso*, **com células parenquimatosas na bainha interna do feixe vascular**, *estas às vezes modificadas, formando um capuz de células de aloína na região floemática da maioria dos feixes vasculares, contendo secreções coloridas e geralmente acumulando antraquinonas*, não fibrosas; invaginantes na base; estípulas ausentes. Inflorescências indeterminadas, terminais, mas às vezes parecendo laterais. Flores geralmente bissexuais, radiais a bilatérias, em geral vistosas. *Tépalas 6, livres a fortemente conatas* (e então perianto ± tubuloso), imbricadas, *petalóides, não manchadas. Estames 6*; filetes livres; grãos de pólen monossulcados. *Carpelos 3, conatos; ovário súpero*, com placentação axial; 1 estigma, ± diminuto a discóide a ligeiramente 3-lobado. Óvulos 2 a numerosos por lóculo, anátropos a quase ortótropos. *Nectários nos septos do ovário. Fruto cápsula loculicida*; sementes **com arilo seco** (ocasionalmente ausente) **que se desenvolve como uma invaginação anular na região distal do funículo**, freqüentemente achatadas ou aladas, *testa da semente com fitomelano (crosta presta)* e camadas mais internas ± colapsadas.

Fórmula floral: * ou X, T(-6-), A6, G(3); cápsula

Distribuição e ecologia: distribuídas em regiões temperadas a tropicais do Velho Mundo, especialmente diversa no Sul da África; geralmente em hábitats áridos.

Gêneros/espécies: 15/750. ***Principais gêneros:*** *Aloe* (380 spp.), *Haworthia* (70), *Kniphofia* (70) e *Bulbine* (60). A família é representada nos Estados Unidos apenas por duas espécies introduzidas de *Aloe* (no Sul da Flórida e da Califórnia).

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Aloe* são usadas na medicina ou na indústria de cosméticos. Diversos gêneros de *Aloe*, incluindo *Haworthia*, *Gasteria*, *Kniphofia* e *Bulbine*, são cultivados como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia de Asphodelaceae é sustentada por seqüências de *rbcL* (Chase et al. 1995a; de Bruijn et al. 1995; Smith e Van Wyk 1998), pelas sementes ariladas, caracteres de anatomia foliar e possivelmente pelo número cromossômico básico sete. A família está proximamente relacionada com Xanthorrhoeaceae e Hemerocallidaceae, e estes três clados apresentam pigmentos de antraquinonas; alguns botânicos têm sugerido que todos eles deveriam ser tratados dentro de uma Xanthorrhoeaceae s.l.

Asphodelaceae é geralmente dividida em duas subfamílias (Dahlgren et al. 1985): a parafilética "Asphodeloideae" (incluindo gêneros como *Bulbine*, *Kniphofia* e *Asphodelus*) e a especializada e claramente monofilética Alooideae (incluindo gêneros como *Aloe*, *Gasteria* e *Haworthia*). As sinapomorfias de Alooideae incluem as características folhas com uma região central gelatinosa circundada por feixes vasculares associados com células de aloína (Prancha 9.4D; Smith e Van Wyk 1991; Judd 1997a). *Bulbine* é o grupo-irmão do resto das Alooideae, como indicado por seqüências de DNA, suas folhas gelatinosas e por seu característico cariótipo dimórfico. *Aloe* não é monofilético, tendo dado origem a *Haworthia* (duas vezes), *Gasteria* e todos os outros gêneros da subfamília (Treutlein et al. 2003).

As coloridas flores de Asphodelaceae são polinizadas por aves e insetos. As sementes são principalmente dispersas pelo vento.

Iridaceae A. L. de Jussieu
(Família do íris)

Ervas com rizomas, cormos ou bulbos; **presença de estilóides (grandes cristais prismáticos) de oxalato de cálcio nas bainhas dos feixes vasculares** (estes ocasionalmente ausentes); com freqüência presença de taninos e/ou vários tipos de terpenóides. Pêlos simples. *Folhas alternas, dísticas*, **equitantes (dispostas em leque) e com lâmina unifacial**, ao longo do caule ou basais, simples, inteiras, com venação paralela, invaginantes na base; estípulas ausentes. **Inflorescências determinadas, do tipo cima escorpióide**, freqüentemente muito modificadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais. Flores bissexuais, radiais a bilaterais, conspícuas, subtendidas por 1 ou 2 brácteas. *Tépalas, 6*, as mais externas às vezes diferenciadas das mais internas, livres ou conatas, imbricadas, *petalóides, às vezes manchadas*. **Estames**, (2) **3** (Prancha 9.4C); filetes livres ou conatos, às vezes adnatos ao perianto; anteras às vezes aderidas aos ramos do estilete; grãos de pólen geralmente monossulcados. *Carpelos 3, conatos; ovário geralmente ínfero com placentação axial*; ramos do estilete às vezes expandidos e petalóides; estigmas, (2) 3, terminais ou na superfície abaxial dos ramos do estilete. Óvulos poucos a numerosos por lóculo, anátropos ou campilótropos. Nectários nos septos do ovário, nas tépalas ou ausentes. *Fruto cápsula loculicida*; sementes às vezes ariladas ou com uma *testa carnosa*, a testa geralmente com estrutura celular e ± *marrom (crosta preta ausente)*.

Fórmula floral:

* ou X, T(-6-), A(3), G(3); cápsula

Distribuição: amplamente distribuída.

Gêneros/espécies: 67/1.750. ***Principais gêneros:*** *Gladiolus* (255 spp.), *Iris* (250), *Moraea* (125), *Sisyrinchium* (100), *Romulea* (90), *Crocus* (80), *Geissorhiza* (80), *Babiana* (65) e *Hesperantha* (65). Os gêneros dignos de nota que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Alophia, Calydorea, Iris, Nemastylis* e *Sisyrinchium*.

Importância econômica e produtos: os estigmas de *Crocus sativus* são a fonte da especiaria conhecida como açafrão. Numerosos gêneros, incluindo *Crocus, Trigridea, Freesia, Iris, Ixia, Romulea, Neomarica, Nemastylis, Moraea, Belamcanda, Sisyrinchium, Gladiolus, Crocosmia* e *Trimezia*, são cultivados como plantas ornamentais.

Discussão: análises cladísticas baseadas em morfologia e seqüência de cpDNA sustentam a monofilia de Iridaceae (Chase et al. 1995a, 2000; Goldblatt 1990; Rudall 1994; Reeves et al. 2001). Embora caracteres morfológicos (Stevenson e Loconte 1995; Chasse et al. 1995b) situem a família dentro de Liliales, caracteres de DNA a colocam dentro de Asparagales (Chase et al. 1995a, 2000; Fay et al. 2000). Juntos, DNA de cloroplasto e morfologia situam a família em Asparagales, e portanto nós consideramos que Iridaceae é membro desta última ordem.

Três clados principais (freqüentemente reconhecidos como subfamílias) são evidentes dentro de Iridaceae (Goldblatt 1990; Goldblatt et al. 1998; Rudall 1994, Reeves at al. 2001). Isophysidoideae inclui apenas *Isophysis* e pode ser distinguida pelo ovário súpero. Ela é o grupo-irmão dos demais grupos. Iridoideae apresenta flores que freqüentemente duram apenas um dia; pode ser reconhecida pela presença de nectários nas tépalas e pelos ramos do estilete tubulosos e longos, divididos abaixo da altura das anteras, e com estigma apical. O grupo também contém os aminoácidos livres meta- carboxifenilalanina e glicina. Muitos clados são evidentes dentro de Iridoide, incluindo Sisyrinchieae (ramos do estilete alternando com os estames vs. opostos a eles em outros integrantes da subfamília; *Sisyrinchium* e *taxa* afins) e um clado contendo Irideae, Mariceae e Tigrideae (tépalas diferenciadas em uma parte larga – limbo – e outra muito estreita, e extremo dos ramos do estilete com apêndices petalóides; p. ex., *Iris, Belamcanda, Moraea, Nemastylis, Trimezia* e *Tigridia*). Por fim, Crocoideae (p. ex., *Ixia, Crocosmia, Geissorhiza, Crocus, Romulea, Freesia, Gladiolus* e *Hesperantha*) é hipoteticamente monofilética com base em suas tépalas conatas, cormos, flores sésseis, pólen operculado com exina micropunctada e folhas com bainhas fechadas e uma falsa nervura mediana. Muitos integrantes desse grupo retêm o caráter ancestral de nectários septais.

As vistosas flores de Iridaceae são principalmente polinizadas por insetos (sobretudo coleópteros, abelhas e moscas), embora algumas espécies sejam polinizadas por aves. Néctar e/ou pólen são as recompensas florais. As sementes geralmente são dispersas pelo vento ou pela água, mas também ocorre dispersão biótica.

Orchidaceae A. L. de Jussieu
(Família das orquídeas)

Ervas terrestres ou epífitas, ou ocasionalmente lianas, *comumente engrossadas e formando pseudobulbos; raízes fortemente micorrízicas, muitas vezes com epiderme esponjosa composta de células mortas cuja função é a absorção de água (velame).* Pêlos variados. Folhas geralmente alternas, espiraladas ou dísticas, com freqüência plissadas, basais ou ao longo do caule, às vezes reduzidas, simples, inteiras, com venação geralmente paralela, invaginantes na base, estípulas ausentes. Inflorescências indeterminadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. Flores geralmente bissexuais, **bilaterais, em geral ressupinadas (torcidas 180° durante o desenvolvimento),** com freqüência vistosas*. As 3 tépalas externas, livres a conatas, geralmente petalóides, imbricadas. Tépalas internas, 3, livres, às vezes manchadas ou variavelmente coloridas, **a mediana claramente diferenciada das duas laterais, formando o labelo,** muitas vezes com estruturas ou excrescências carnosas e de formato e coloração diferenciados. **Estames 3 ou menos (em geral 1 ou 2), adnatos ao estilete e ao estigma, formando uma coluna;** pólen geralmente *aglutinado em massas macias ou duras (políneas).* Carpelos 3, conatos; *ovário ínfero, em geral com placentação parietal,* embora ocasionalmente axial; estilete e estigma muito modificados, uma parte deste último geralmente não-receptivo (rostelo), do qual uma porção pode formar uma superfície adesiva (viscídio) conectada às políneas. Óvulos numerosos, megasporângio com paredes finas (Figura 9.21). Néctar produzido em um esporão do labelo, pelos ápices das sépalas ou em nectários septais, mas freqüentemente ausente. *Fruto cápsula deiscente por (1-) 3 ou 6 fendas longitudinais; sementes diminutas,* a testa crostosa ou membranosa, **sem fitomelano,** com apenas a camada mais externa persistente, os tecidos mais internos colapsados; **embrião diminuto; endosperma ausente** (Figuras 9.21 e 9.22).

Fórmula floral:

X, T5+1, A1 ou 2, G(3); cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída, porém mais diversa em regiões tropicais (onde freqüentemente as espécies ocorrem como epífitas).

Gêneros/espécies: 788/19.500. ***Principais gêneros:*** *Pleurothallis* (1.120 spp.), *Bulbophyllum* (1.000), *Dendrobium* (900), *Epidendrum* (800), *Habenaria* (600), *Eria* (500), *Lepanthes* (460), *Maxillaria* (420), *Oncidium* (420), *Masdevallia* (380), *Stelis* (370), *Liparis* (350), *Malaxis* (300), *Oberoni* (300), *Encyclia* (235), *Eulophia* (200), *Angraecum* (200), *Taeniophyllum* (170), *Phreatia* (160), *Polystachya* (150), *Calanthe* (150), *Vanilla* (100) e *Catasetum* (100). A família está representada nos Estados Unidos e/ou no Canadá por numerosos gêneros; alguns dos mais notáveis são *Bletia, Calopogon, Calypso, Cleistes, Corallorhiza, Cypripedium, Encyclia, Epidendrum, Goodyera, Habenaria, Harrisella, Hexalectris, Liparis, Listera, Malaxis, Oncidium, Orchis, Platanthera, Pogonia, Ponthieva, Spiranthes, Tipularia, Triphora e Zeuxine.*

* N. de T. No entanto, muitos pesquisadores consideram que o perianto das orquídeas é composto por 3 sépalas e 3 pétalas, sendo o labelo a pétala mediana. (Ver Endress 1994c e Figura 9.21.)

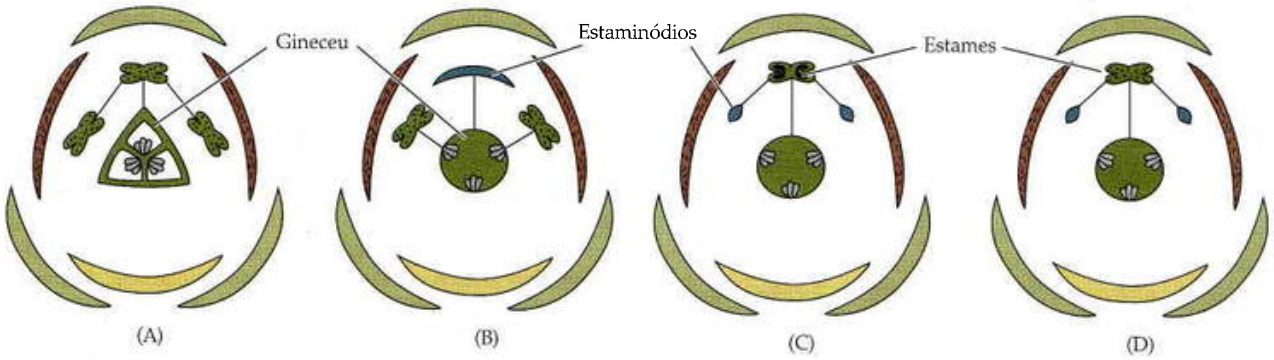


FIGURA 9.21 Diagramas florais dos principais grupos de Orchidaceae. (A) Apostasioideae. (B) Cypripedioideae. (C) Orchidoideae, Epidendroideae. (D) Vanilloideae. Dentre as estruturas 4-lobadas representando os estames, os riscos indicam pólen liberado não em forma de políneas e o negro sólido indica pólen liberado em políneas. A representação dos gineceus indica o tipo de placentação. Adnação e conação são indicadas por meio de linhas conectando as estruturas. (Modificada de Endress 1994c e Dahlgren et al. 1985.)

Importância econômica e produtos: a essência de baunilha é extraída dos frutos de *Vanilla planifolia*. A família é economicamente importante pelo grande número de gêneros ornamentais, incluindo *Cattleya, Dendrobium, Epidendrum, Paphiopedilum, Phalaenopsis, Vanda, Brassia, Cymbidium, Laelia, Miltonia, Oncidium, Encyclia* e *Coelogyne*.

Discussão: a monofilia de Orchidaceae é sustentada por morfologia e seqüências de DNA (Burns-Balogh e Funk 1986; Dressler 1981, 1993; Dressler e Chase 1995; Chase et al. 2000; Fay et al. 2000; Freudenstein et al. 2004; Judd et al. 1993). As relações filogenéticas dentro da família foram estudadas por meio de muitas análises cladísticas utilizando morfologia e seqüências de DNA (Burns-Balogh e Funk 1986; Cameron 2006; Cameron e Chase 2000; Cameron et al. 1999; Dressler 1986, 1993; Dressler e Chase 1995; Freudenstein e Rasmussen 1999; Freudenstein et al. 2000, 2004; Judd et al. 1993; Molvray et al. 2000; Van der Berg et al. 2005), embora a delimitação de alguns grupos ainda esteja incerta. *Apostasia* e *Neuwiedia* (subfamília Apostasioideae)

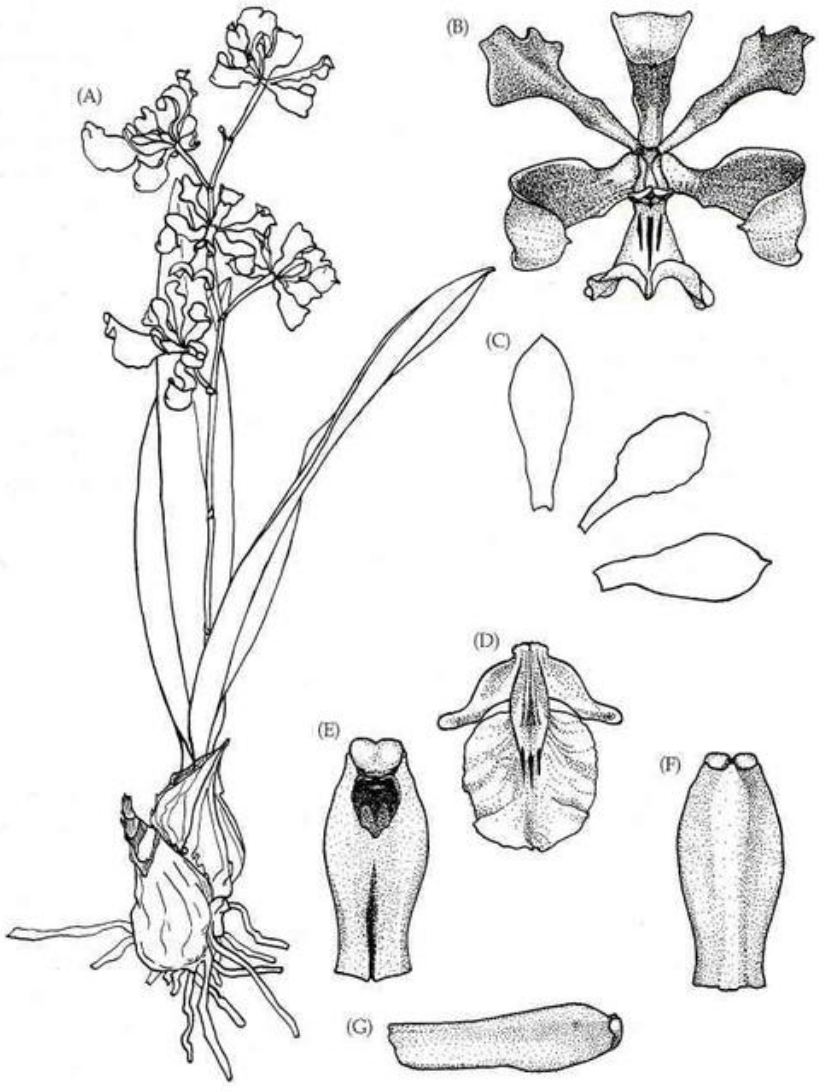


FIGURA 9.22 Orchidaceae. *Encyclia cordigera*: (A) hábito (× 0,75); (B) flor (× 2); (C) sépalas e pétalas (× 1,5); (D) labelo (× 4); (E) coluna, vista ventral, observe a antera terminal e estigma (depressão escura) (× 4); (F) coluna, vista dorsal, observe a antera terminal (× 4); (G) coluna, vista lateral (× 4). (Desenhos originais de Robert Dressler, University of Florida, Gainesville.)

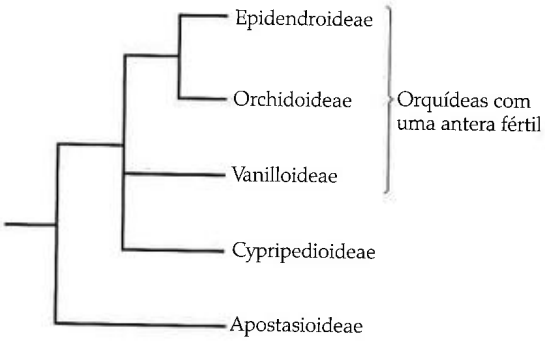


FIGURA 9.23 Filogenia de Orchidaceae. (Modificada de Cameron et al. 1999; Kocyan et al. 2004.)

são o grupo-irmão do resto das orquídeas (Cameron et al. 1999; Dreesler 1993; Dressler e Chase 1995; Freudenstein e Rasmussen 1999; Judd et al. 1993; Neyland e Urbatsch 1996) (Figura 9.23). A monofilia de Apostasioideae é sustentada por elementos de vasos com placas de perfuração simples e sementes distintas. Esses dois gêneros, e especialmente *Neuwiedia*, retiveram muitos caracteres ancestrais, tais como flores com dois (*Apostasia*) ou três (*Neuwiedia*) estames que estão ligeiramente adnatos ao estilete, placentação axial, pólen solto liberado na forma de grãos livres, estigma simétrico e todas as pétalas iniciadas simultaneamente durante o desenvolvimento. Todas as demais orquídeas apresentam pólen pegajoso ou coeso e estigma largo e assimétrico, com todos os lobos apontando para o centro da flor. Dentro desse clado com pólen aglutinado, Cypripedioideae e Vanilloideae são grupos-irmãos do restante. Cypripedioideae (p. ex., *Cypripedium* e *Paphiopedilum*) é claramente monofilética e é sustentada pelo labelo em forma de saco e pela presença de uma antera mediana modificada como um estaminódio em forma de escudo (ver Figura 9.21); apresentam dois estames funcionais e carecem de políneas. Vanilloideae (p. ex., *Vanilla*, *Pogonia* e *Cleistes*) formam um clado sustentado por caracteres de *rbcL* (Dressler e Chase 1995). Esse grupo é característico por apresentar um único estame funcional e carecer de políneas. Muitas Vanilloideae são lianas com folhas com venação retinérvea e seus ovários, às vezes, são 3-loculares. Todas as outras orquídeas apresentam políneas, filete e estilete completamente fusionados (Burns-Balogh e Funk 1986, Dahlgren et al. 1985; Judd et al. 1993; ver Figura 9.21). Esse clado com políneas, como as Vanilloideae, apresenta flores com um único estame funcional (monandria; os dois estames laterais estão representados por estaminódios reduzidos ou são completamente ausentes). Análises morfológicas (Freudenstein e Rasmussen 1999) e algumas análises moleculares (Cameron et al. 1999; Molvray et al. 2000) sustentam a hipótese de que as orquídeas monandras são monofiléticas, mas outras análises moleculares (Cameron 2006; Cameron e Chase 2000; Freudenstein et al. 2004) sugerem que a redução para um único estame funcional aconteceu duas vezes. Dentre as orquídeas monandras com políneas, duas grandes subfamílias, Epidendroideae e Orchidoideae (incluindo Spiranthoideae), são aqui aceitas (ver também Figura 9.23; compare com Dressler 1981, 1986, 1993). Epidendroideae apresenta como apomorfias a presença de uma antera rostrada e incumbente (antera curvada no ápice da coluna), enquanto Orchidoideae apresenta como apomorfias o ápice da antera agudo, caules tenros, folhas convolutas, mas não plissadas, e ausência de corpos silicosos (ver também Dressler 1993; Stern et al. 1993). Epidendroideae contém numerosas epífitas tropicais; gêneros representativos incluem *Bulbophyllum*, *Catasetum*, *Dendrobium*, *Epidendrum*, *Encyclia*, *Maxillaria*, *Oncidium* (Prancha 9.4G), *Pleurothallis* e *Vanda*. As delimitações genéricas nesse grupo são notavelmente problemáticas, e a maioria dos gêneros grandes não são monofiléticos. Os seguintes gêneros são representativos de Orchidoideae: *Cynorkis*, *Diuris*, *Goodyera*, *Habenaria*, *Orchis*, *Platanthera*, *Spiranthes* e *Zeuxine*.

As flores das orquídeas apresentam formas extremamente variadas e atraem uma vasta gama de insetos (abelhas, vespas, mariposas, borboletas e moscas), bem como aves (ver Capítulo 4). Algumas atraem visitantes generalistas, mas muitas são bem especializadas, atraindo apenas uma ou poucas espécies de polinizadores. Pólen, néctar ou fragrâncias florais podem ser utilizadas como recompensas florais. No entanto, algumas flores (p. ex., *Cypripedium*) manipulam seus polinizadores e não fornecem recompensa. Algumas espécies de *Ophrys* e *Cryptostylis* mimetizam a forma e odor de fêmeas de abelhas, vespas ou moscas, e são polinizadas quando os machos dos respectivos insetos tentam copular com as flores (pseudocópula; ver Figura 6.12). Em geral, o labelo funciona como uma plataforma de pouso e provê guias visuais ou táteis que orientam o polinizador. As políneas se aderem ao corpo do polinizador e muitas vezes são depositadas no estigma (geralmente uma depressão na face ventral da coluna) da próxima flor visitada. Em algumas espécies, a polinização é um fato pouco comum, e as flores podem permanecer funcionais e vistosas por muitos dias, com o murchamento do perianto ocorrendo rapidamente após a fertilização. A maioria das espécies apresenta polinização cruzada, mas autopolinização também acontece. As diminutas sementes são dispersas pelo vento e precisam de nutrientes fornecidos por fungos micorrízicos para germinar.

Referências adicionais: Cox et al. 1997; Kocyan and Endress 2001; Kocyan et al. 2004; van der Pijl and Dodson 1966.

Dioscoreales

Dioscoreaceae R. Brown
(Família do inhame)

Lianas *com rizomas grossos ou grandes engrossamentos tuberosos; caule com feixes vasculares dispostos em 1 ou 2 anéis*; comumente com presença de saponinas esteróides e alcalóides. Pêlos simples a estrelados; às vezes presença de acúleos. *Folhas* geralmente alternas e espiraladas, simples, às vezes palmado-compostas ou compostas, inteiras, **diferenciadas em pecíolo e lâmina, com venação palmada, as nervuras principais convergindo e conectadas por uma rede de nervuras de ordem superior;** *pecíolo geralmente com pulvino superior e outro inferior*, com as laterais semelhantes a estí-

pulas, não invaginantes; às vezes presença de bulbilhos nas axilas das folhas. Inflorescências determinadas, mas às vezes com aparência de indeterminadas, axilares. *Flores geralmente unissexuais* (plantas dióicas), radiais. *Tépalas, 6,* livres a ligeiramente conatas, imbricadas. *Estames 6* (3); filetes livres a ligeiramente conatos, adnatos na base das tépalas; **microsporogênese simultânea**; grãos de pólen monossulcados a variavelmente porados. *Carpelos 3, conatos; ovário ínfero, com placentação axial*; 3 estigmas, diminutos a levemente bilobados. Óvulos, 2 a numerosos em cada lóculo. Nectários nos septos do ovário ou na base das tépalas. *Fruto geralmente cápsula loculicida triangular e 3-alada*, mas às vezes baga ou sâmara; *sementes geralmente achatadas ou aladas*, a testa com pigmentos amarelo-marrons ou vermelhos, cristais, **e endotesta engrossada**; embrião com 1 ou ocasionalmente 2 cotilédones (Figura 9.24).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T-6-, A6, G0

Flor carpelada: *, T-6-, A0, G③; cápsula alada loculicida, sâmara, baga

Distribuição: amplamente distribuída nos trópicos e subtrópicos, com poucas espécies em regiões temperadas.

Gêneros/espécies: 4/434. ***Principais gêneros:*** *Dioscorea* (400 spp.) e *Tacca* (30); *Dioscorea* e *Stenomeris* ocorrem nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: os "tubérculos" de muitas espécies de *Dioscorea* (inhames) são ricos em amido e são comestíveis; não devem ser confundidos com as raízes de *Ipomoea batatas* (Convolvulaceae), que em alguns países também são denominadas inhames. Outras espécies são de valor medicinal devido à presença de alcalóides ou de sapogeninas esteróides; estas últimas são utilizadas como antiinflamatórios ou contraceptivos orais.

Discussão: Dioscoreaceae é incluída em Dioscoreales, uma ordem que contém muitas lianas com folhas de venação retinérvea e que também contém Burmanniaceae, uma família micoparasítica, e Nartheciaceae (autotrófica). Dioscoreales, como aqui circunscrita, é monofilética (Caddick et al. 2002a,b; Chase et al. 1995a,b, 2000, 2006; Soltis et al. 2000). Possíveis sinapomorfias morfológicas incluem caules com feixes vasculares em anéis, perianto persistente no fruto e sementes com embrião pequeno. Dioscoreaceae pode ser diferenciada da morfologicamente semelhante Stemonaceae pelas flores 3-meras (vs. flores 2 ou 5-meras) e pelo ovário consistentemente ínfero. Elas são facilmente separadas de Burmanniaceae, uma família de ervas micoparasíticas com folhas reduzidas em forma de escamas. Smilacaceae também apresenta lianas com folhas retinérveas, mas podem ser distinguidas pelos ovários súperos, bagas com poucas sementes e folhas com pares de gavinhas estipulares. Como circunscrita por Dahlgren e colaboradores (1985), Dioscoreales também continha Trilliaceae, Stemonaceae, Taccaceae, Smilacaceae e algumas outras famílias, mas a ordem assim delimitada não é monofilética (Chase et al. 1996b; Conran 1989; Stevenson e Loconte 1995). Neste texto, Trilliaceae e Smilacaceae são incluídas em Liliales e Stemonaceae em Pandanales. Dioscoreales tem sido considerado um grupo de monocotiledôneas primitivas (Dahlgren et al. 1985; Stevenson e Loconte 1995), uma posição não sustentada por análises cladísticas baseadas em seqüências de DNA.

A monofilia de Dioscoreaceae é sustentada por seqüências de DNA e caracteres morfológicos (Caddick et al. 2000, 2002a; ver descrição). O pequeno gênero *Stenomeris* deve ser o grupo-irmão dos demais *taxa*, que formam um clado sustentado por possíveis sinapomorfias, tais como raízes tuberosas, frutos alados ou angulosos, testa da semente com muitas camadas e uma camada mais interna cristalina. *Tacca* e *Trichopus* devem ter divergido após *Stenomeris*, e ambos apresentam flores perfeitas. *Tacca* é morfologicamente distinto e freqüentemente tem sido incluído em uma família própria (Taccaceae); é facilmente diferenciado dos outros membros da família por seu hábito acaule, placentação parietal e incomum inflorescência escaposa umbelada com brácteas filamentosas. As demais espécies de Dioscoreaceae são dióicas e pertencem ao grande gênero *Dioscorea*. As relações filogenéticas dentro desse clado dióico têm sido investigadas com base em seqüências de DNA e morfologia (Caddick et al. 2000, 2002a; Wilkin et al. 2005). O reconhecimento de gêneros como *Tamus* e *Rajania* tornam *Dioscorea* parafilético.

As inconspícuas flores de Dioscoreaceae são polinizadas por insetos (sobretudo moscas). A dispersão geralmente é realizada pelo vento, como indicado pelos frutos especializados: cápsulas 3-aladas com sementes achatadas ou aladas, ou sâmaras (como ocorre nas espécies freqüentemente segregadas em *Rajania*).

Referências adicionais: Al-Shehbaz e Schubert 1989; Bouman 1995.

MONOCOTILEDÔNEAS COMMELINÍDEAS

As monocotiledôneas commelinídeas constituem um grupo monofilético sustentado por seqüências de *rbcL* (Chase et al. 1993, 1995b, Duvall et al. 1993), seqüências de *rbcL* e *atpB* (Davis et al. 2004), seqüências de muitas regiões do DNA (Chase et al. 2000, 2006; Graham et al. 2006; Soltis et al. 2000) e morfologia (Dahlgren e Rasmussen 1983; Stevenson et al. 2000). Possíveis sinapomorfias incluem ceras epicuticulares do tipo *Strelitzia* (ver Figura 4.34), pólen amiláceo e compostos UV-fluorescentes – ácidos ferúlico e cumarínico – nas paredes celulares (Barthlott e Fröhlich 1983; Dahlgren et al. 1985; Harley e Ferguson 1990; Harris e Hartley 1980; Zona 2001). A maioria apresenta endosperma amiláceo, mas o endosperma de Arecaceae (Palmae) é não-amiláceo; Dahlgren e colaboradores (1985) sugeriram que isso deve representar uma perda evolutiva. Algumas análises utilizando seqüências de DNA (Chase et al. 1993, 1995b, 2000; Soltis et al. 2000)

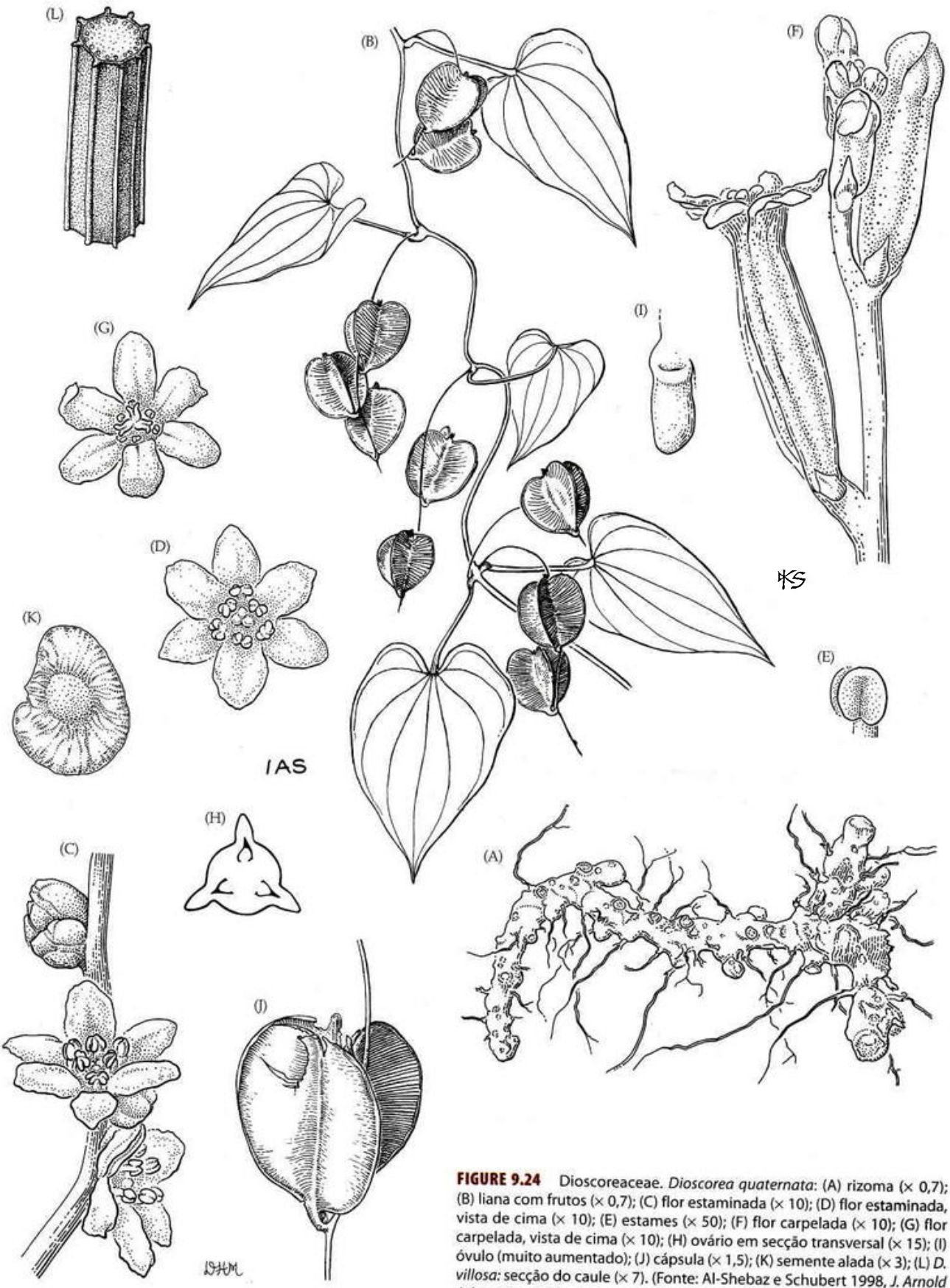


FIGURE 9.24 Dioscoreaceae. *Dioscorea quaternata*: (A) rizoma (× 0,7); (B) liana com frutos (× 0,7); (C) flor estaminada (× 10); (D) flor estaminada, vista de cima (× 10); (E) estames (× 50); (F) flor carpelada (× 10); (G) flor carpelada, vista de cima (× 10); (H) ovário em secção transversal (× 15); (I) óvulo (muito aumentado); (J) cápsula (× 1,5); (K) semente alada (× 3); (L) *D. villosa:* secção do caule (× 7). (Fonte: Al-Shebaz e Schubert 1998, *J. Arnold Arbor.* 70: p.72.)

sugerem que as palmeiras são o grupo-irmão do resto do clado das commelinídeas: Poales, Commelinales e Zingiberales. Neste contexto, a presença de endosperma amiláceo, seria, na verdade, uma sinapomorfia para o clado que contém essas três ordens. No entanto, em outras análises moleculares (Chase et al. 2006; Graham et al. 2006), as palmeiras estão inseridas no clado commelinóide.

Arecales

Arecaceae Bercht. & J. Presl
(= Palmae A. L. de Jussieu)
(Família das palmeiras)

Árvores ou arbustos com troncos não-ramificados ou raramente ramificados, ocasionalmente rizomatosos; **ápice do caule com um grande meristema apical**; com freqüência presença de taninos e polifenóis. Pêlos variados, e plantas às vezes espinhosas devido a modificações dos segmentos foliares, fibras expostas, raízes de pontas agudas, ou expansões do pecíolo. *Folhas* alternas e espiraladas, *em geral agrupadas em uma coroa terminal*, mas às vezes bem separadas, simples e inteiras, *geralmente dividindo-se de forma pinada a palmada durante a expansão foliar, e na maturidade parecendo palmado-lobadas (como segmentos radiando de um único ponto), costa-palmado-lobadas (segmentos ± palmados divergindo a partir de um curto eixo central, ou costa), pinado-lobadas ou compostas (com um eixo central bem desenvolvido que leva segmentos pinados)*, ou raramente compostas bipinadas, diferenciadas em pecíolo e lâmina, **esta última plicada**, e os segmentos ora são induplicados (em formato de V em secção transversal) ou reduplicados (em formato de Λ em secção transversal); cada segmento com nervuras ± paralelas a divergentes, o pecíolo freqüentemente com uma dobra (hástula), invaginante na base, com vários padrões de fibras que aparecem após a decomposição dos tecidos tenros; estípulas ausentes. *Inflorescências* determinadas e/ou indeterminadas, com freqüência *parecendo espigas compostas*, axilares ou terminais, com brácteas pequenas a grandes e decíduas a persistentes. *Flores* bissexuais ou unissexuais (portanto plantas monóicas a dióicas), radiais, *geralmente sésseis, com perianto geralmente diferenciado em cálice e corola*. Sépalas 3, livres a conatas, em geral imbricadas. Pétalas geralmente 3, livres a conatas, imbricadas a valvadas. Estames 3 ou 6 a numerosos; filetes livres a conatos, adnatos ou não às pétalas; grãos de pólen geralmente monossulcados. Carpelos geralmente 3, mas ocasionalmente até 10, às vezes parecendo ser um único carpelo, livres a conatos; *ovário súpero*, geralmente com placentação axial; estigmas variados. **Um óvulo por lóculo**, anátropo a ortótropo. Nectários nos septos do ovário ou ausentes. **Fruto drupa**, em geral 1-seminado, freqüentemente fibroso ou raramente baga; endosperma com óleos ou carboidratos, às vezes ruminado (Figuras 9.25 e 9.26).

Fórmula floral:
*, K(3), C(3), A(6–∞), G(3); drupa, baga

Distribuição: amplamente distribuída em regiões tropicais a subtropicais.

Gêneros/espécies: 200/2.780. ***Principais gêneros:*** *Calamus* (370 spp.), *Bactris* (200), *Daemonorops* (115), *Licuala* (100) e *Chamaedorea* (100). A família é representada nos Estados Unidos por *Coccothrinax, Pseudophoenix, Rhaphidophyllum, Roystonia, Sabal, Serenoa, Thrinax, Washingtonia* e alguns outros poucos gêneros naturalizados.

Importância econômica e produtos: os gêneros *Areca* (noz-de-betel), *Attalea, Bactrix* (pupunha), *Cocos* (coqueiro), *Elaeis* (dendê), *Euterpe* (açaí, jussara), *Metroxylon* (sagu) e *Phoenix* (tamareira) são plantas alimentícias. Muitos gêneros apresentam um meristema apical comestível (palmito). Outras palmeiras economicamente importantes são *Calamus* (ratan), *Copernicia* (cera de carnaúba), *Phytelephas* (marfim-vegetal), *Raphia* (ráfia) e muitos outros gêneros que fornecem fibras e material de cobertura. Por fim, a família inclui um grande número de plantas ornamentais: *Caryota, Chamaerops, Livingstona, Roystona, Sabal, Syagrus, Wanshingtonia, Chamaedorea, Raphidophyllum, Thrinax, Coccothrinax, Licuala, Veitchia, Acoelorraphe, Butia, Copernicia, Dypsis* e *Wodyetia*.

Discussão: uma grande quantidade de trabalhos efetuados ao longo de mais de 30 anos tem esclarecido grandemente nossa compreensão das palmeiras (Dransfield 1986; Dransfield e Uhl 1998; Henderson 1995; Henderson et al. 1995; Moore 1973; Moore e Uhl 1982; Tomlinson 1990; Uhl e Dransfield 1987; Zona 1997). Dransfield e colaboradores (2005) apresentam uma classificação da família baseada em relações moleculares (ver especialmente Asmussen et al. 2006). Arecaceae (ou Palmae) é distinta, facilmente reconhecível e monofilética. Análises filogenéticas de múltiplas seqüências de DNA mostram que a subfamília Calamoideae é o grupo-irmão de todas as palmeiras. *Nypa* (o único gênero de Nypoideae), um característico gênero asiático e dos manguezais do oeste do Pacífico, é o grupo-irmão das demais palmeiras. Aqueles gêneros com folhas geralmente pinadas e reduplicadas formam um complexo parafilético, enquanto aqueles com folhas geralmente costa-palmadas ou palmadas e induplicadas – Coryphoideae – formam um grupo monofilético (Hahn 2002; Uhl et al. 1995).

Calamoideae apresenta folhas pinadas a palmadas e frutos característicos cobertos com escamas reflexas e imbricadas (um caráter sinapomórfico). Gêneros dignos de mensão são *Raphia, Mauritia, Lepidocaryum, Metroxylon* e *Calamus*. *Nypa* (Nypoideae) apresenta um caule prostado com ramificação dicotômica e folhas eretas e pinadas, e suas tépalas são indiferenciadas. Fósseis desse gênero são conhecidos para o Terciário da Europa e dos Estados Unidos. Arecoideae apresenta folhas pinadas e flores em grupos de três (tríades), com uma flor carpelada rodeada por duas flores estaminadas (uma possível sinapomorfia, perdida em alguns *taxa*). Dentro de Arecoideae, alguns poucos grupos monofiléticos bem definidos são evidentes. Hyophorbeae (p. ex., *Chamaedorea, Hyophorbe*) apresenta flores imperfeitas em fileiras. Cocoseae apresenta inflorescência

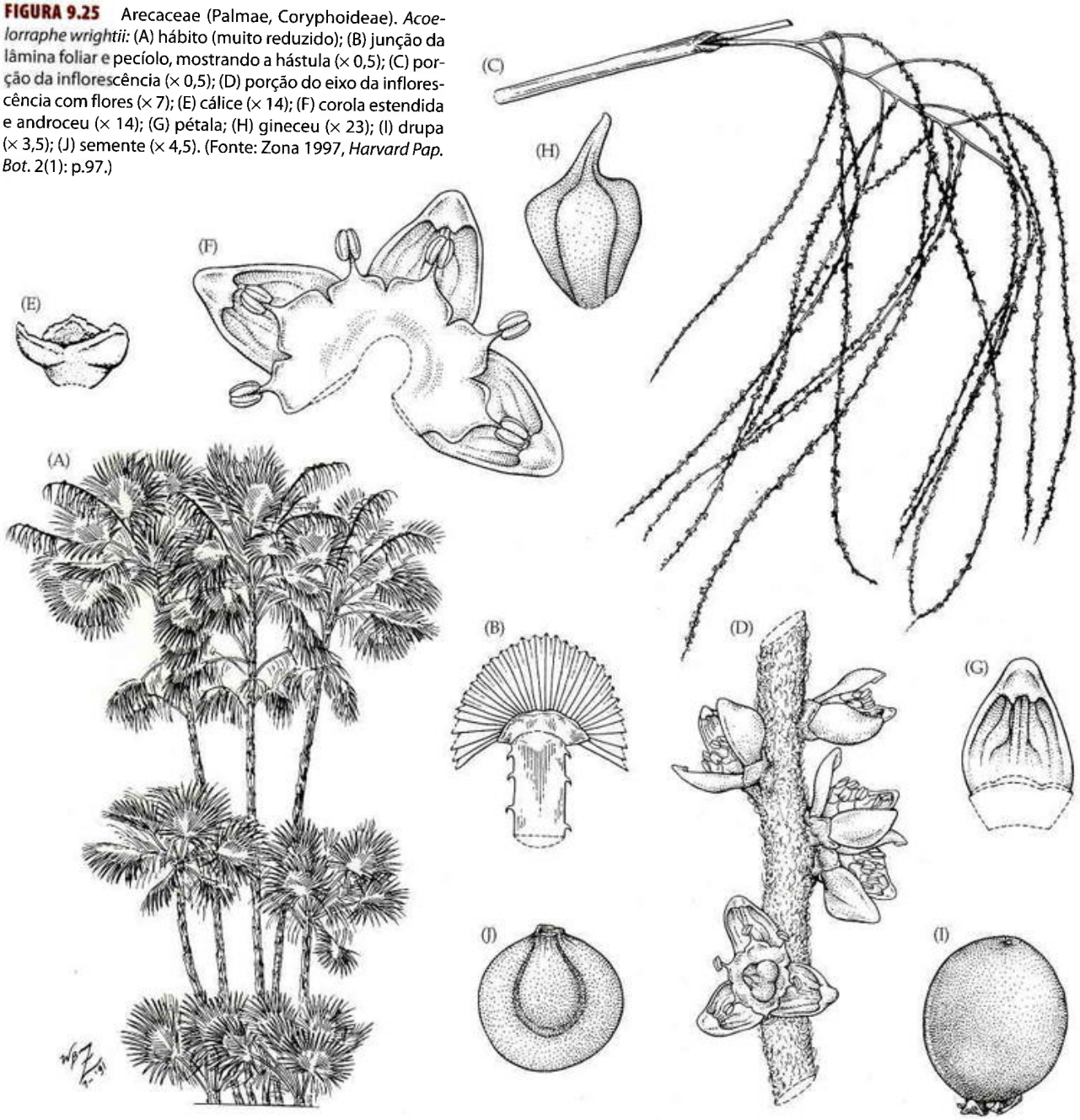


FIGURA 9.25 Arecaceae (Palmae, Coryphoideae). *Acoelorraphe wrightii:* (A) hábito (muito reduzido); (B) junção da lâmina foliar e pecíolo, mostrando a hástula (× 0,5); (C) porção da inflorescência (× 0,5); (D) porção do eixo da inflorescência com flores (× 7); (E) cálice (× 14); (F) corola estendida e androceu (× 14); (G) pétala; (H) gineceu (× 23); (I) drupa (× 3,5); (J) semente (× 4,5). (Fonte: Zona 1997, *Harvard Pap. Bot.* 2(1): p.97.)

associada com uma bráctea grande e persistente e frutos com endocarpo duro, com 3 poros, e inclui gêneros como *Elaeis, Cocos, Syagrus, Attalea, Bactris, Desmoncus* e *Jubaea*. Iriarteae (p. ex., *Iriartea, Socratea*) apresenta raízes adventícias e segmentos foliares com ápices truncados e nervuras divergentes. A maioria das espécies de Arecoideae é incluída dentro da heterogênea Areceae (Baker et al. 2006); gêneros representativos são: *Areca, Dypsis, Wodyetia, Veitchia, Ptychosperma* e *Dictyosperma*. Essas palmeiras às vezes apresentam bases foliares persistentes que parecem ser uma extensão do caule.

Ceoryphoideae inclui a monogenérica Phoeniceae (*Phoenix*, a tamareira) com características folhas pinadas cujos segmentos basais apresentam formato de espinho. Borasseae (p. ex., *Latania, Borassus, Lodoicea* e *Hyphaene*) apresenta flores estaminadas embutidas no eixo engrossado da inflorescência. Corypheae inclui *Chamaerops, Rhaphis, Licuala, Copernicia, Corypha, Washingtonia, Serenoa, Livistonia, Rhapidophyllum* e *Acoelorraphe*, e resulta de difícil caracterização. Gêneros como *Sabal, Thrinax* e *Coccothrinax* são morfologicamente semelhantes e têm sido incluídos nessa tribo. No entanto, sua inclusão deve tornar a tribo não-monofilética. Caryote-

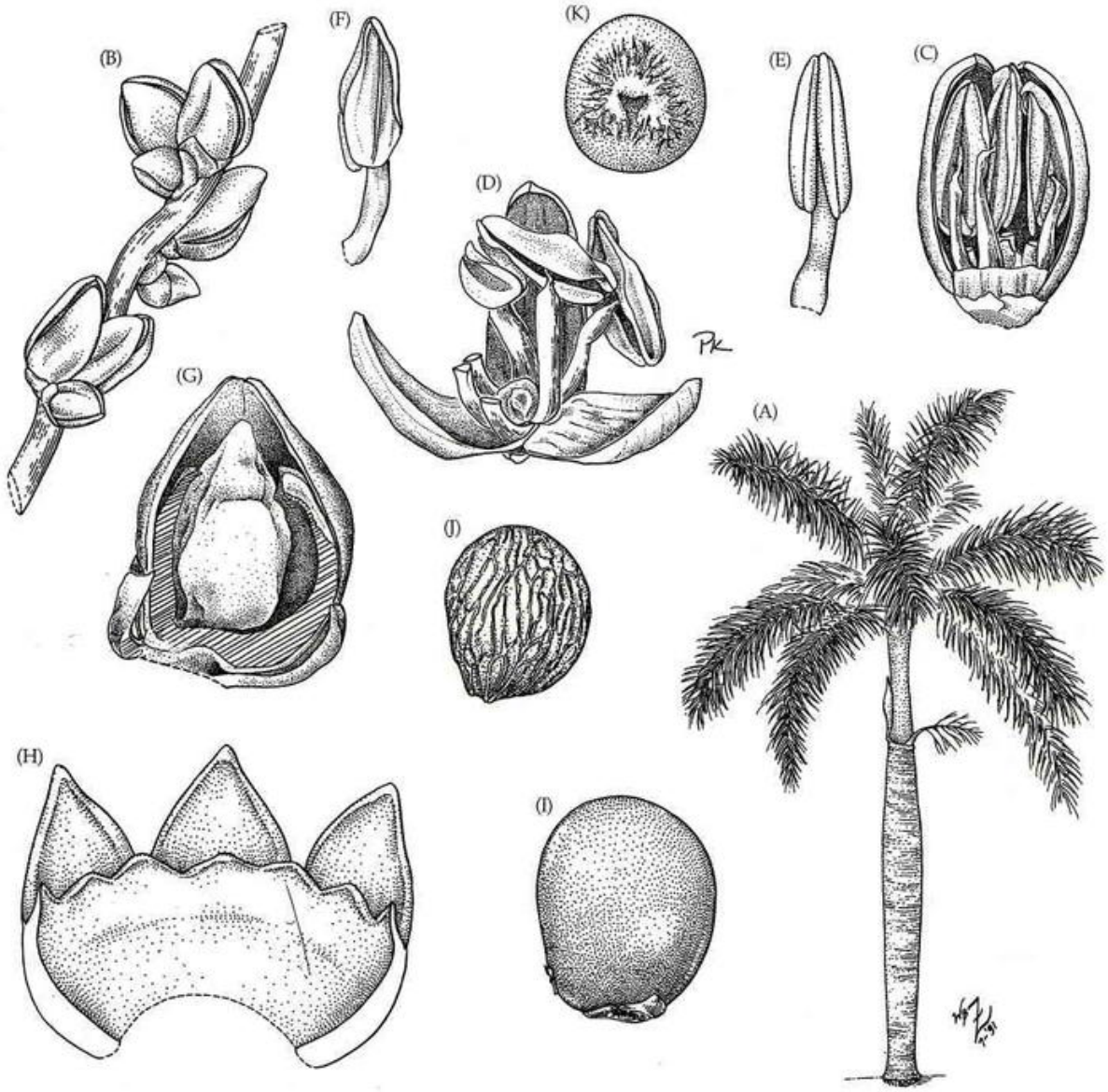


FIGURA 9.26 Arecaceae (Palmae, Arecoideae). *Roystonia regia*: (A) hábito (muito reduzido), observe as bases foliares persistentes e inflorescências; (B) porção do eixo da inflorescência mostrando tríades de flores em botão, duas flores estaminadas e uma carpelada (× 4); (C) botão de flor estaminada com uma pétala e três estames removidos (× 7); (D) flor estaminada, três estames removidos para mostrar o pistilódio central (× 7); (E, F) estames antes e depois da deiscência das anteras (× 7); (G) botão quase maduro de flor carpelada em secção parcial mostrando corona nectarífera estaminodial (tracejado) e gineceu (× 6,2); (H) corola e corona estaminodial de flor carpelada (× 6,2); (I) drupa (× 2,8); (J) endocarpo (× 2,8); (K) semente, mostrando a cicatriz do hilo (× 2,3). (Fonte: Zona 1997, *Harvard Pap.* Bot. 2(1): p.101.)

ae (p. ex., *Caryota* e *Arenga*) forma um clado distinto dentro de Coryphoideae (Asmussen et al. 2000; Asmussen e Chase 2001; Hahn 2002) devido às suas tríades florais (evoluídas em paralelo com aquelas de Arecoideae). Esse grupo apresenta segmentos foliares induplicados e truncados, com nervuras divergentes.

As flores das palmeiras geralmente são polinizadas por insetos, em especial por coleópteros, abelhas e moscas; o néctar freqüentemente é empregado como recompensa floral (Henderson 1986). Os frutos das palmeiras geralmente são carnosos e dispersos por uma ampla variedade de mamíferos e aves, embora alguns (p. ex., *Nypa* e *Cocos*) sejam dispersos pela água e flutuem em correntes oceânicas (Zona e Henderson 1989).

Commelinales

Commelinales está constituída pelas famílias **Haemodoraceae**, **Pontederiaceae**, Philydraceae, **Commelinaceae** e Hanguanaceae. Tais famílias apresentam cimas helicóides multifloras e um tapete amebóide, ou seja, a camada mais interna do tapete da antera sofre uma separação prematura

das paredes celulares internas e radiais, com os núcleos e o citoplasma deslocando-se para o interior da cavidade da antera (Dahlgren e Clifford 1982). Estes são caracteres derivados que Commelinales compartilha com Zingiberales, uma ordem aparentemente próxima. A monofilia de Commelinales é sustentada por caracteres de DNA (Chase et al. 1995a, 2000, 2006; Davis et al. 2004; Linder e Kellogg 1995; Soltis et al. 2000), no entanto as sinapomorfias morfológicas são ambíguas. Pontederiaceae e Haemodoraceae compartilham a estrutura da exina não-tectada e columelada, enquanto Philydraceae, como Haemodorace, apresenta folhas estreitas e unifaciais (Simpson 1990; Dahlgren et al. 1985). Todas as três famílias apresentam células de tanino no perianto e esclereídes nas placentas.

A localização de Commelinaceae tem sido controversa. Caracteres morfológicos a situam junto com Eriocaulaceae e Mayacaceae na ordem Poales (Stevenson e Loconte 1995), enquanto seqüências de DNA a situam junto com Haemodoraceae, Pontederiaceae e Philydraceae (Linder e Kellogg 1995; Chase et al. 2000). A presença de flores com sépalas e pétalas e pêlos moniliformes são caracteres utilizados para sustentar uma relação com alguns membros de Poales. No entanto, devem ter evoluído independentemente em Commelinaceae. Como aqui delimitado, Commelinales compreende 5 famílias e cerca de 780 espécies.

Commelinaceae Mirbel
(Família da trapoeraba)

Ervas, às vezes suculentas, com caules bem desenvolvidos que apresentam nós ± engrossados, os caules às vezes curtos; geralmente com células de mucilagem ou canais contendo rafídeos. Pêlos simples, unisseriados ou unicelulares. Folhas alternas, dísticas ou espiraladas, distribuídas ao longo do caule, simples, estreitas ou ligeiramente expandidas, achatadas a marcadamente dobradas (em formato de V em secção transversal); *na folha em desenvolvimento, as metades encontram-se enroladas em direção à nervura mediana*, inteiras, com venação paralela, mas a nervura mediana freqüentemente é proeminente, **com bainha fechada; estômatos tetracíclicos**; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, compostas por poucas a muitas cimas helicóides, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares, freqüentemente subtendidas por uma bráctea foliácea dobrada. *Flores* geralmente bissexuais, radiais a bilaterais, **com perianto diferenciado em cálice e corola**. *Sépalas* 3, geralmente livres, imbricadas ou com estivação aberta. *Pétalas* 3, livres e geralmente ungüiculadas a conatas, neste caso corola com tubo curto a longo com lobos expostos; *a corola murcha e se autodigere rapidamente no fim da vida útil*, 1 pétala às vezes diferentemente colorida e/ou reduzida, imbricada e enrugada no botão. Estames 6, ou 3 neste caso, geralmente com 3 estaminódios; *filetes* finos, livres a ligeiramente conatos, às vezes adnatos às pétalas, *freqüentemente com pêlos moniliformes conspícuos (pêlos em forma de colar de contas)*; anteras ocasionalmente com poros apicais; grãos de pólen geralmente monossulcados. Carpelos 3, conatos; *ovário súpero, com placentação axial*; 1 estigma, capitado, fimbriado a 3-lobado. Óvulos 1 a muitos em cada lóculo, anátropos a ortótropos. Nectários ausentes. *Fruto geralmente cápsula loculicida* (ocasionalmente baga); **sementes com um capuz cônico conspícuo** (Figura 9.27).

Fórmula floral:

*, K3, C(3), A3 ou 6, G(3), cápsula

Distribuição: amplamente distribuída em regiões tropicais a temperadas.

Gêneros/espécies: 40/650. ***Principais gêneros:*** *Commelina* (230 spp.), *Tradescantia* (60), *Aneilema* (60), *Murdannia* (45) e *Callissia* (20). *Callissia, Commelina, Gibasis, Murdannia* e *Tradescantia* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Discussão: a monofilia de Commelinaceae é sustentada pelos caracteres morfológicos descritos acima e por caracteres moleculares (Evans et al. 2000; Linder e Kellogg 1995). O gênero *Cartonema* deve ser o grupo-irmão do resto da família; apresenta flores amarelas e radiais e carece dos micropêlos glandulares e dos canais de rafídeos presentes nos outros *taxa* (Evans et al. 2000; Faden 1998).

Chave para as Famílias de Commelinales

1. Perianto de sépalas e pétalas; folhas em desenvolvimento com as metades enroladas separadamente contra a nervura mediana; semente com capuz cônico. . . . . **Commelinaceae**
1. Perianto de tépalas; folhas não como indicadas acima; sementes sem capuz cônico 2
2. Folhas bifaciais com lâmina expandida; presença de pecíolo . . . . . **Pontederiaceae**
2. Folhas unifaciais, equitantes; ausência de pecíolo 3
3. Estame solitário; tépalas 4 e livres; flores sem nectários septais; aril fenalenonas ausentes, raízes nunca avermelhadas . . . . . Philydraceae
3. Estames 3 ou 6; tépalas 6, livres a conatas; flores com nectários septais, mas às vezes pouco desenvolvidos; aril fenalenonas (compostos polifenólicos avermelhados) presentes, freqüentemente conferindo cor vermelho-alaranjada ou purpúrea a rizomas e raízes . . . . . **Haemodoraceae**

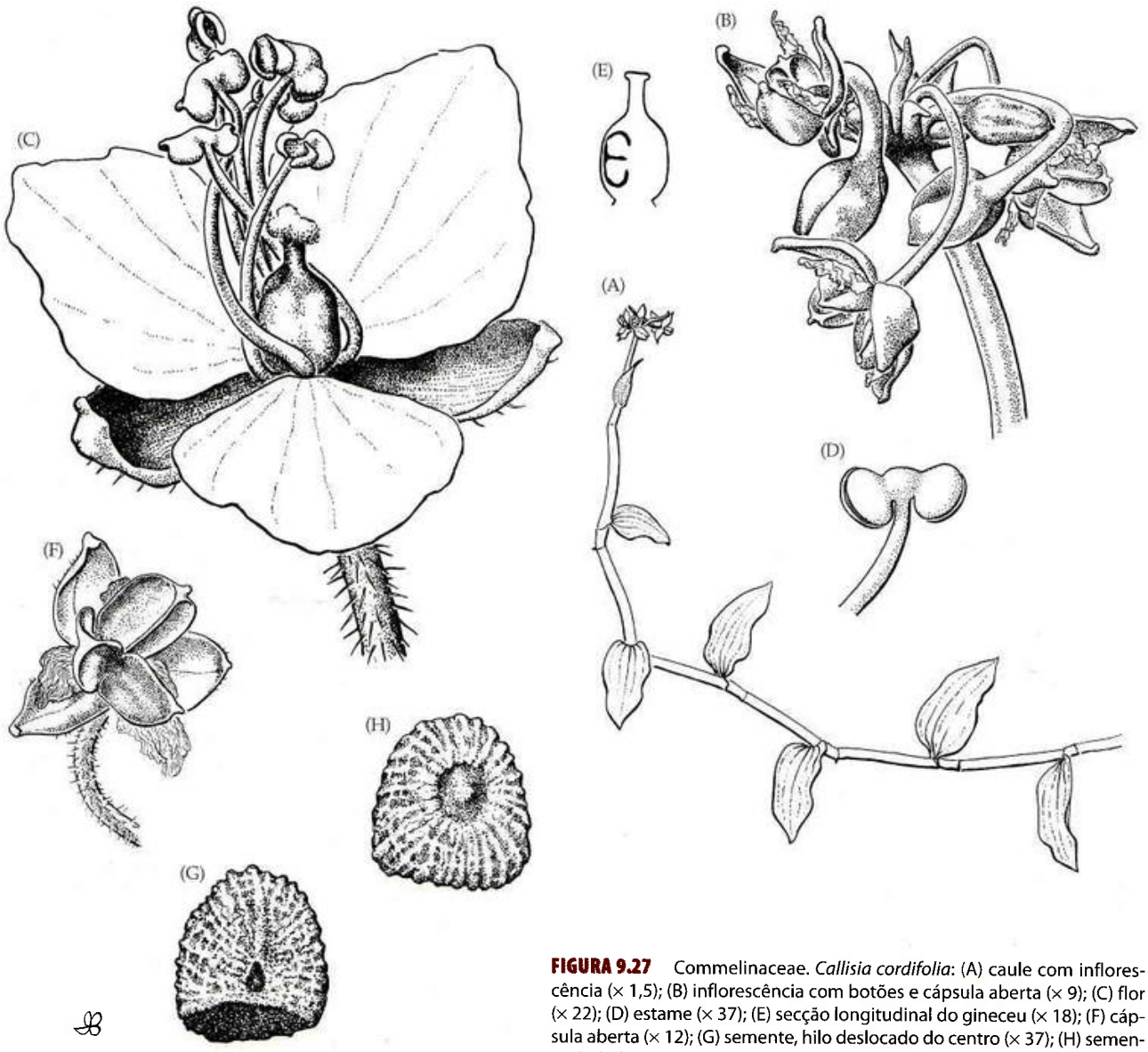


FIGURA 9.27 Commelinaceae. *Callisia cordifolia*: (A) caule com inflorescência (× 1,5); (B) inflorescência com botões e cápsula aberta (× 9); (C) flor (× 22); (D) estame (× 37); (E) secção longitudinal do gineceu (× 18); (F) cápsula aberta (× 12); (G) semente, hilo deslocado do centro (× 37); (H) semente do lado oposto, com o capuz cônico na região mediana (× 75). (Fonte: Tucker 1989, *J. Arnold Arbor.* 70: p.119.)

A maioria dos gêneros de Commelinaceae pertence a uma de duas grandes tribos (Faden e Hunt 1991; Tucker 1989): Tradescantieae (25 gêneros, p. ex., *Callisia*, *Tradescantia* e *Gibasis*) e Commelineae (13 gêneros, p. ex., *Commelina*, *Murdannia* e *Aneilema*). O primeiro grupo é caracterizado por pólen sem espinhos, cromossomos médios a grandes, flores radiais e pêlos dos filetes (quando presentes) do tipo moniliforme; o último grupo apresenta pólen com espinhos, cromossomos pequenos, flores radiais a bilaterais e pêlos dos filetes (quando presentes) geralmente não-moniliformes. Tem acontecido muita convergência de caracteres florais dentro da família devido à forte pressão seletiva dos polinizadores. Caracteres anatômicos (p. ex., estrutura dos estômatos) podem ser muito úteis para diagnosticar os principais clados (Evans et al. 2000, 2003).

As flores de Commelinaceae duram no máximo um dia. A polinização geralmente é promovida por abelhas coletoras de pólen. Resulta notável que os estaminódios são freqüentemente mais conspícuos do que os estames, e as flores bilaterais são dispostas de modo que a sépala diferenciada é adaxial. Os pêlos moniliformes dos filetes de muitas Tradescantieae devem enganar as abelhas que provavelmente tentam coletá-los como se fossem pólen. Autopolinização é freqüente em algumas espécies.

Haemodoraceae R. Brown

Ervas com rizomas, cormos ou bulbos, e raízes freqüentemente com pigmentação vermelho-alaranjada, **contendo variadas fenalonas, ou seja, compostos polifenólicos**. *Pêlos simples a dendríticos ou estrelados, cobrindo densamente o eixo da inflorescência, brácteas, e exterior das peças periânticas. Folhas alternas,* **dísticas, equitantes**, *unifaciais*, aquelas da poção superior do caule reduzidas, simples, inteiras, com venação paralela, invaginantes na base; estípulas ausentes. *Inflorescências*

determinadas, consistindo em uma série de cimas helicóides, às vezes parecendo indeterminadas, terminais. Flores bissexuais, radiais a bilaterais. *Tépalas 6*, vistosas, livres a conatas, o tubo periântico (quando presente) às vezes apresenta uma fenda ao logo da superfície adaxial, imbricadas ou valvadas. Estames 3 ou 6, às vezes reduzidos a 1, ocasionalmente dimórficos; filetes livres ou adnatos às tépalas; grãos de pólen monossulcados ou 2-7-porados. *Carpelos 3, conatos*; ovário súpero ou ínfero, com placentação axial; 1 estigma, capitado a 3-lobado. Óvulos 1 a numerosos em cada lóculo, anátropos a ortótropos. Nectários nos septos do ovário, às vezes pouco desenvolvidos. *Fruto cápsula loculicida*; sementes freqüentemente aladas.

Fórmula floral:

* ou X, T(6), A6 ou 3, $G\underline{\overline{(3)}}$; cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída na Austrália, África do Sul e norte da América do Sul. Poucas espécies ocorrem na América do Norte; principalmente plantas de áreas brejosas.

Gêneros/espécies: 13/100. ***Principais gêneros:*** *Conostylis* (30 spp.); *Haemodorum* (20) e *Anigozanthos* (11). A família é representada nos Estados Unidos por *Lachnanthes*.

Importância econômica e produtos: gêneros como *Anigozanthos* (pata-de-canguru), *Conostylis e Lachnanthes* são cultivados como plantas ornamentais.

Discussão: Haemodoraceae é considerada monofilética devido à presença de aril fenalenonas; são as únicas plantas vasculares que possuem esses pigmentos, os quais conferem a característica coloração vermelho-alaranjada ou púrpura às raízes e rizomas de muitos gêneros (Simpson 1990, 1998a). Caracteres morfológicos sustentam o reconhecimento de dois grandes clados: Haemodoroideae e Conostylidoideae (Simpson 1990). A monofilia de Haemodoroideae (p. ex., *Haemodorum, Lachnanthes* e *Xiphidium*) é sustentada pela coloração avermelhada de raízes e rizomas, pela ausência de esclerídios nas placentas e por sementes discóides, pubescentes ou marginalmente aladas. As sinapomorfias de Conostylidoideae (p. ex., *Anigozanthos*) são pêlos ramificados e multisseriados; grãos de pólen com parede rugosa e aberturas poradas; estilete não-reflexo; e número cromossômico básico sete. O perianto de *Anigozanthos* apresenta uma fenda adaxial; flores bilaterais evoluíram dentro das duas tribos. Na família, a posição do ovário aparentemente tem experimentado mudança de ínfero para súpero (Simpson 1990, 1993, 1998b).

O gênero *Lophiola* do Leste dos Estados Unidos (Robert 1976) se assemelha com Haemodoraceae devido a suas folhas unifaciais, inflorescências de cimas helicóides e flores densamente pilosas, mas difere na estrutura do pólen, morfologia dos tricomas e na anatomia do caule. *Lophiola* carece das aril fenalenonas tão características de Haemodoraceae, bem como dos compostos UV-fluorescentes que estão presentes nas paredes celulares de Haemodoraceae (e em todas as outras monocotiledôneas Commelinídeas). Hoje, *Lophiola* está incluída dentro de Nartheciaceae (Zomlefer 1997a,b,c e este texto).

As coloridas flores de Haemodoraceae geralmente são polinizadas por insetos (sobretudo abelhas e borboletas), mas a polinização por aves é característica de *Anigozanthos*. A principal recompensa floral é o néctar, mas *Xiphidium* é polinizado por abelhas coletoras de pólen. As sementes pequenas, achatadas, pilosas ou aladas provavelmente são dispersas pelo vento.

Pontederiaceae Kunth
(Família do aguapé ou camalote)

Ervas aquáticas, rizomatosas, flutuantes a *emersas*; caules esponjosos. Pêlos simples, apenas nas partes reprodutivas. Folhas geralmente alternas e espiraladas, ao longo do caule ou ± basais, ± diferenciadas em pecíolo e lâmina, simples, inteiras, com venação paralela a palmada, invaginantes na base; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, mas freqüentemente parecendo racemos ou espigas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais, mas às vezes parecendo laterais, **associadas com 2 brácteas**. *Flores* bissexuais, radiais a bilaterais, *com freqüência apresentando tristilia. Tépalas 6*, vistosas, variavelmente **conatas**, imbricadas, *com freqüência as tépalas adaxiais do verticilo interno diferenciadas. Estames geralmente 6*; **filetes adnatos ao tubo do perianto**, *com freqüência apresentando comprimentos desiguais*; anteras deiscentes por fendas ou poros; grãos de pólen com 1 ou 2 sulcos. Carpelos 3, conatos; ovário súpero, com placentação axial a ocasionalmente parietal com placentas intrusivas, às vezes com 2 lóculos estéreis; 1 estigma, capitado a 3-lobado. Óvulos numerosos a 1 por lóculo. Nectários freqüentemente presentes nos septos do ovário. *Fruto cápsula loculicida ou noz*, **rodeado por uma porção persistente do tubo periântico** (Figura 9.28).

Fórmula floral:

* ou X, T(6), A6, $G\underline{\overline{(3)}}$; cápsula, noz

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais, com poucas espécies nas regiões temperadas; plantas de ambientes aquáticos ou áreas brejosas.

Gêneros/espécies: 7/35. ***Principais gêneros:*** *Heteranthera* (12 spp.), *Eichhornia* (7), *Monochoria* (7) e *Pontederia* (6). A família é representada nos Estados Unidos e/ou no Canadá por *Eichhornia, Heteranthera* e *Pontederia*.

Importância econômica e produtos: *Pontederia* e *Eichhornia* são utilizadas como plantas ornamentais; esta última é uma praga muito séria em ambientes de água parada ou com pouco movimento em regiões tropicais ou subtropicais.

Discussão: a monofilia de Pontederiaceae tem sido sustentada por caracteres morfológicos (Eckenwalder e Barrett 1986) e moleculares (Barrett e Graham 1997; Graham e Barrett 1995; Graham et al. 1998). *Pontederia* e *Eichhornia* formam

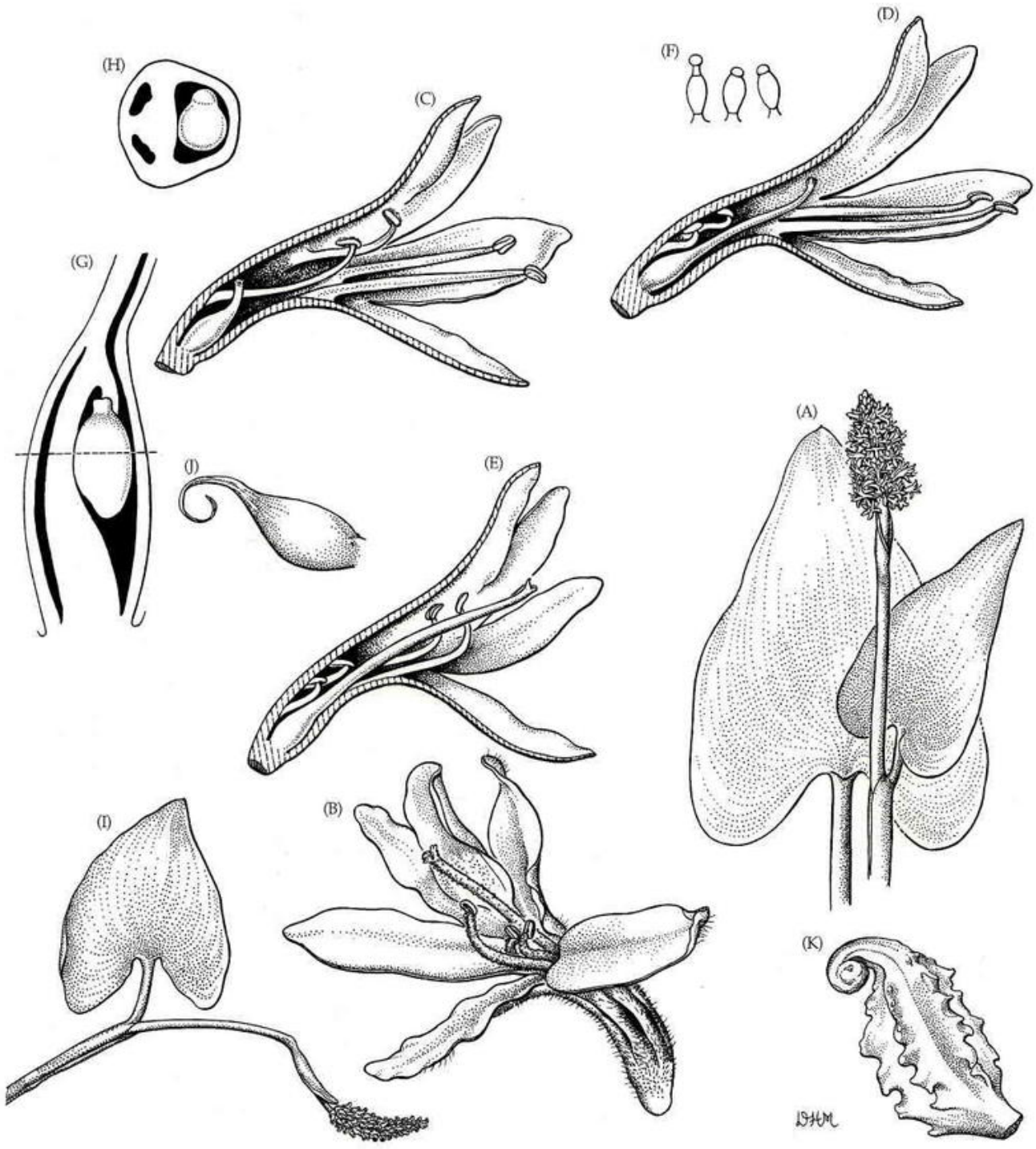


FIGURA 9.28 Pontederiaceae. *Pontederia cordata:* (A) lâmina foliar e porção do pecíolo abaixo da inflorescência, com folha e bráctea subtendendo a inflorescência (× 0,4); (B) flor do morfo longo-estilado, com estilete e três estames de comprimento médio, exsertos (× 4); (C) flor da forma curto-estilada em secção longitudinal, semidiagramática (pêlos não mostrados), mostrando dois dos três estames adaxiais de comprimento médio e dois dos três abaxiais de comprimento longo (× 4); (D) flor da forma médio-estilada mostrando dois dos três estames adaxiais curtos e dois dos três abaxiais longos (× 4); (E) flor da forma longo-estilada mostrando dois dos três estames adaxiais curtos e dois dos três abaxiais de comprimento médio (× 4); (F) pêlos glandulares dos filetes estaminais (× 72); (G) ovário em secção longitudinal; observe o lóculo fértil com um único óvulo pêndulo; a linha tracejada indica a secção transversal em H (× 23); (H) ovário em secção transversal mostrando dois lóculos abortivos e um lóculo fértil (× 23); (I) parte terminal do caule, com frutos em desenvolvimento (× 0,2); (J) fruto (× 4,5); (K) fruto rodeado pela base persistente e carnosa do perianto (× 4,5). (Fonte: Rosatti 1987, *J. Arnold Arbor.* 68: p. 64.)

um clado sustentado pelo hábito perene, pelo eixo da inflorescência curvo e pelas flores bilaterais com tristilia. Dados moleculares sugerem que *Monochorea* pertence ao clado *Pontederia* + *Eichhornia*. *Pontederia* é distinto devido às seguintes apomorfias: gineceu com dois lóculos abortivos e o terceiro contendo 1 único óvulo, frutos indeiscentes (nozes) rodeados pela porção basal e persistente do perianto e sementes relativamente grandes. *Eichhornia* não é monofilético. *Heteranthera* é característico por seus estames dimórficos (estames férteis e estaminódios que fornecem alimento aos insetos polinizadores) com anteras basifixas (Eckenwalder e Barrett 1986).

Pontederiaceae é a única família de monocotiledôneas que apresenta tristilia, a qual provavelmente evoluiu uma única vez dentro do grupo e depois perdeu-se várias vezes. Apenas Oxalidaceae e Lythraceae também apresentam tristilia (Vuilleumier 1967).

As vistosas flores de Pontederiaceae abrem apenas por um dia e são polinizadas por diversos tipos de insetos, especialmente abelhas, moscas e borboletas. A polinização cruzada é característica nas espécies com heterostilia, mas a autopolinização, como em *Heteranthera*, também é comum. As nozes coriáceas de *Pontederia* são dispersas pela água, o que também acontece com as pequenas sementes das espécies com fruto do tipo cápsula. Reprodução assexual por fragmentação do rizoma é freqüente em algumas espécies.

Referências adicionais: Cook 1998; Lowden 1973; Ornduff 1966; Price and Barrett 1982; Rosatti 1987; Strange et al. 2004.

Poales

A monofilia de Poales, como delimitada neste texto, é bem sustentada por caracteres de seqüências de DNA (Chase et al. 1995a, 2000, 2006; Davis et al. 2004; Graham et al. 2006; Soltis et al. 2000). Caracteres morfológicos que possivelmente sustentam este grupo são corpos silicosos na epiderme, estiletes separados ou conatos, mas fortemente ramificados, e a perda dos rafídeos. A polinização pelo vento, ou anemofilia, evoluiu muitas vezes dentro de Poales (junto com a perda dos nectários septais) e é característica de Typhaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Restionaceae e Poaceae. A ordem é freqüentemente delimitada de modo mais restrito, incluindo apenas Poaceae, Restionaceae e grupos afins. No entanto, Poales é aqui circunscrito de maneira ampla, incluindo 17 famílias e cerca de 19.500 espécies. As principais famílias são **Typhaceae**, **Bromeliaceae**, **Eriocaulaceae**, **Xyridaceae**, **Juncaceae**, **Cyperaceae**, **Restionaceae** e **Poaceae**.

Os principais clados dentro de Poales são ilustrados na Figura 9.29. Typhaceae e Bromeliaceae estão isolados e aparentemente representam clados que divergiram cedo dentro da ordem. Eriocaulaceae e Xyridaceae partilham hábito ca-

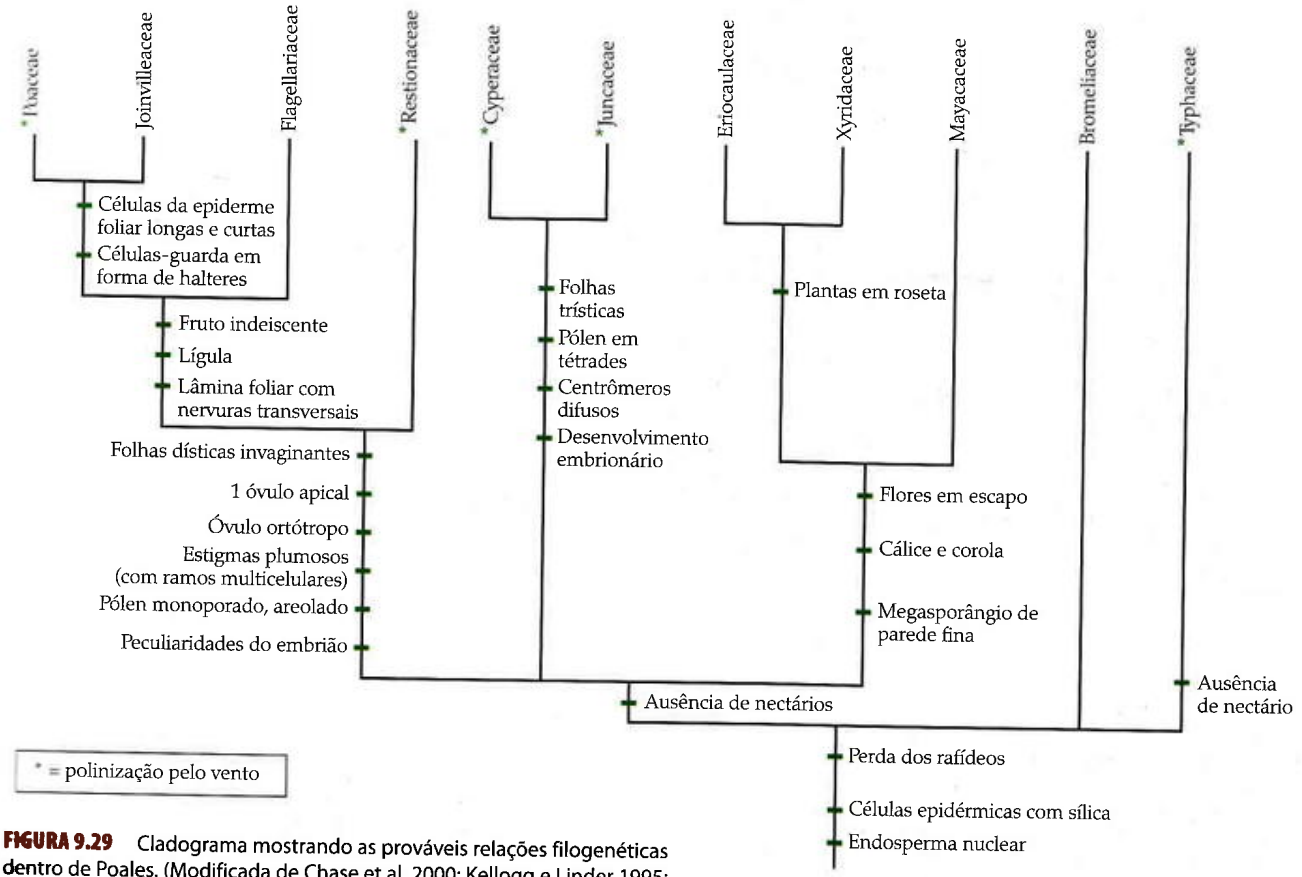


FIGURA 9.29 Cladograma mostrando as prováveis relações filogenéticas dentro de Poales. (Modificada de Chase et al. 2000; Kellogg e Linder 1995; Soltis et al. 2000, 2005 e Stevens 2001 e versões mais recentes.)

racterístico (isto é, plantas em roseta com densos conjuntos de flores em um escapo), perianto com cálice e corola e óvulos com megasporângios de paredes finas (Dahlgren et al. 1985; Linder e Kellogg 1995). A maioria das demais famílias supracitadas pertence ora a um clado ciperóide (Cyperaceae e famílias afins), ora a um clado graminóide (Poaceae e famílias afins).

Cyperaceae e Juncaceae (junto com Thurniaceae) constituem o clado ciperóide, que foi formalmente reconhecido no passado como Juncales. Esse grupo é certamente monofilético, com base em morfologia e seqüências de *rbcL* (Plunkett et al. 1995; Simpson 1995). Sinapomorfias morfológicas incluem caules sólidos, folhas trísticas, pólen em tétrades (três destes grãos reduzidos em Cyperaceae), cromossomos com centrômeros difusos e peculiaridades do desenvolvimento embrionário e polínico. *Prionium* (às vezes incluído em Juncaceae mas aqui considerado como Thurniaceae) deve ser o grupo-irmão do clado ciperóide (Munro e Linder 1998). Todas as evidências indicam que Cyperaceae é monofilético, de acordo com seqüências de *rbcL* (Muasya et al. 1998). A monofilia de Juncaceae está menos clara, mas é sustentada por caracteres de ITS (Roalson 2005).

Integrantes do clado ciperóide são anemófilos, superficialmente semelhantes com gramíneas e freqüentemente confundidos com elas. A seguinte rima (de origem desconhecida) pode ser útil para lembrar alguns caracteres: "sedges have eddges, and rushes are round, and grasses are hollow right to the ground" ("tiriricas têm arestas, juncos são redondos, e gramas são ocas até o chão"). Esta rima se refere ao caule marcadamente triangular de algumas (mas não todas) Cyperaceae e aos caules ocos de algumas (mas não todas) Poaceae. Os juncos (Juncaceae) de fato apresentam caule sólido e de secção arredondada, mas a caracterização de Poaceae e Cyperaceae na rima é uma grande simplificação.

O clado graminóide incluiu Restionaceae, Flagellariaceae, Joinvilleaceae, Poaceae e algumas outras poucas e pequenas famílias.

Além de Poaceae, que é cosmopolita, essas famílias são ervas do hemisfério Sul e especialmente da região do Oceano Pacífico. Além de Poaceae, Restionaceae é a maior família

Chave para as Principais Famílias de Poales

1. Folhas com escamas peltadas que absorvem água, ocasionalmente apenas estreladas . . . . . **Bromeliaceae**
1. Folhas carecendo do indumento supracitado 2
2. Perianto diferenciado em cálice e corola, geralmente colorida 3
2. Perianto de tépalas, ou reduzido ou ausente 5
3. Folhas uniformemente distribuídas ao longo do caule; flores solitárias . . . . . Mayacaceae
3. Folhas ± basais; flores em influorescências capitadas ou em espigas cônicas, no ápice de longos escapos 4
4. Flores unissexuais, em inflorescências capitadas e involucradas, com numerosas flores abertas ao mesmo tempo; 1 óvulo por lóculo . . . . . **Eriocaulaceae**
4. Flores bissexuais, em espigas cônicas, com apenas 1 ou 2 flores abertas ao mesmo tempo; numerosos óvulos em cada placenta . . . . . **Xyridaceae**
5. Folhas trísticas 6
5. Folhas dísticas 7
6. Perianto de 6 tépalas; óvulos 3-numerosos; fruto cápsula . . . . . **Juncaceae**
6. Perianto ausente, ou reduzido a escamas, aristas ou pêlos; 1 óvulo; fruto aquênio . . . . . **Cyperaceae**
7. Inflorescência com numerosas flores densamente agrupadas como espigas cilíndricas ou inflorescências globosas, as flores estaminadas posicionadas acima das carpeladas . . . . . **Typhaceae**
7. Inflorescências não como indicado acima 8
8. Folhas com prefoliação circinada, com ápice curvo semelhante à gavinha na folha desenvolvida . . . Flagellariaceae
8. Folhas sem prefoliação circinada 9
9. Folhas com a lâmina geralmente muito reduzida, consistindo basicamente em bainha, lígula geralmente ausente; anteras com 1 lóculo, abrindo por uma única fenda longitudinal . . . . . **Restionaceae**
9. Folhas com lâmina ± desenvolvida, lígula geralmente presente; anteras com 2 lóculos, abrindo por duas fendas longitudinais 10
10. Perianto com 6 tépalas; flores não em espiguetas; gineceu 3-carpelado; fruto drupa; 1-3-seminado; embrião não-diferenciado . . . . . Joinvilleaceae
10. Perianto reduzido, geralmente representado por 2 ou 3 lodículas; flores em espiguetas; gineceu 2- ou 3-carpelado; fruto geralmente cariópse, 1-seminado; embrião do tipo graminóide . . . . . **Poaceae**

do clado graminóide. Essa família ocorre principalmente na África do Sul e na Austrália. A monofilia do clado graminóide é sustentada por caracteres tanto morfológicos quanto de DNA (Briggs et al. 2000; Chase et al. 2000, 2006; Dahlgren e Rasmussen 1983; Dahlgren et al. 1985; Graham et al. 2006; Kellogg e Linder 1995; Linder e Kellogg 1995; Michelangeli et al. 2003; Soltis et al. 2000; Stevenson et al. 2000); sinapormorfias morfológicas incluem folhas dísticas, cada uma com uma bainha que abraça o caule, flores pequenas com estigmas plumosos e um único óvulo ortótropo e apical por carpelo, pólen monoporado e areolado e caracteres do embrião (Kellogg e Linder 1995; Soreng e Davis 1998). Esse clado também apresenta deleções na região ORF 2280 do genoma do cloroplasto. As relações evolutivas dentro do clado graminóide são mostradas na Figura 9.29.

Bromeliaceae A. L. de Jussieu
(Família da bromélia)

Ervas geralmente epífitas; **corpos silicosos solitários** geralmente associados com células epidérmicas. **Presença de escamas peltadas que absorvem água; ocasionalmente estas escamas são estreladas.** *Folhas* alternas e espiraladas, *em geral formando uma roseta basal em forma de cisterna que acumula água,* simples, inteiras a fortemente serreadas, com venação paralela, **contendo tecidos que acumulam água** e canais aeríferos (freqüentemente com células estreladas); invaginantes na base; estípulas ausentes. Inflorescências indeterminadas, terminais. *Flores* geralmente bissexuais, radiais, **com perianto diferenciado em cálice e corola**, *dispostas na axila de brácteas freqüentemente brilhantes e coloridas. Sépalas 3, livres a conatas, imbricadas. Pétalas 3,* livres a conatas, muitas vezes com um par de apêndices na base, imbricadas. *Estames, 6,* filetes livres a conatos, às vezes adnatos às pétalas; grãos de pólen monossulcados ou bissulcados, ou com 2 a muitos poros. *Carpelos 3, conatos;* ovário súpero a ínfero, com placentação axial; estigmas 3, **em geral retorcidos e espiralados**. Óvulos numerosos. Nectários geralmente nos septos do ovário. *Fruto cápsula septicida ou baga; sementes com freqüência aladas ou providas de tufos de pêlos* (Figura 9.30).

Fórmula floral:

*, K(3), C(3), A(6), G(3); cápsula, baga

Distribuição e ecologia: regiões tropicais a temperadas das Américas (mas uma espécie de *Pitcairnia* ocorre na África tropical). É um grupo importante de epífitos em florestas montanas e úmidas. Também ocorre em hábitats xerofíticos.

Gêneros/espécies: 51/1.520. ***Principais gêneros:*** *Tillandsia* (450 spp.), *Pitcairnia* (250), *Vriesia* (200), *Aechmea* (150), *Puya* (150) e *Guzmania* (120). A família é representada nos Estados Unidos por *Tillandsia, Catopsis* e *Guzmania.*

Importância econômica e produtos: os frutos de *Ananas comosus* (abacaxi) consistem de agregados de bagas fusionadas ao eixo carnoso e um tanto fibroso da inflorescência, e são importantes como frutos comestíveis. Caules e folhas secos de *Tilladsia usneoides* (barba-de-velho) são utilizados como material de preenchimento. Numerosos gêneros incluindo *Aechmea, Billbergia, Bromelia, Guzmania, Neoregelia, Pitcairnia, Tillandsia* e *Vriesia,* são cultivados como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia de Bromeliaceae é sustentada por caracteres de cpDNA, sítios de restrição, seqüências de *rbcL* (Chase et al. 1993, 1995a; Ranker et al. 1990), morfologia e, possivelmente, pelo número cromossômico básico 25 (Dahlgren et al 1985; Gilmartin e Brown 1987; Smith e Till 1998; Varadarajan e Gilmartin 1988). A família provavelmente representa um clado que divergiu cedo dentro da ordem (Chase et al. 1995b, Dahlgren et al. 1985; Linder e Kellogg 1995); se ela for realmente basal, a presença de nectários septais deve ser uma plesiomorfia.

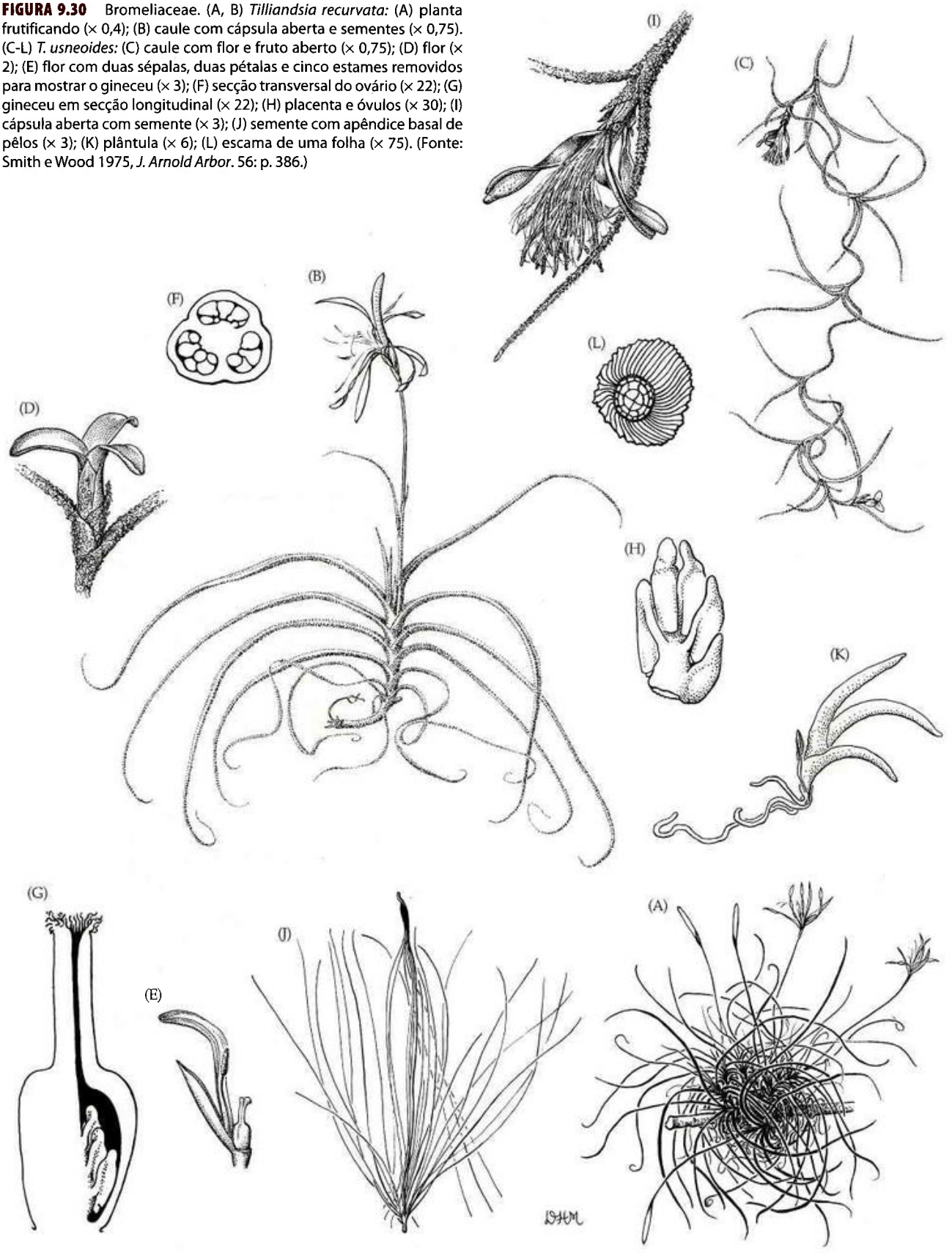
Dentro de Bromeliaceae, folhas com margens serreadas, ovário súpero e frutos capsulares com sementes aladas devem ser provavelmente plesiomorfias. A família é tradicionalmente dividida em três subfamílias: "Pitcairnioideae", Bromelioideae e Tillandsioideae. Tillandsioideae é considerada monofilética com base nas folhas com margens inteiras, sementes com tufos de pêlos e características escamas peltadas que apresentam muitos anéis de células isodiamétricas no centro da escama e uma franja de 32 ou 64 células que dele irradiam. Esse clado geralmente apresenta ovário súpero e fruto capsular. A monofilia de Bromelioideae é sustentada pelo ovário ínfero e pelo fruto baga; "Pitcairnioideae" é um agrupamento parafilético. Análises de seqüências de DNA de cloroplasto sustentam a monofilia de Tillandsioideae e Bromelioideae, e a parafilia de Pitcairnioideae (Barfuss et al. 2005; Givnish et al. 2004; Terry et al. 1997a,b). O hábito epifítico evoluiu separadamente em Tillandsioideae e Bromelioideae.

Bromeliaceae apresenta adaptações para epifitismo ou ambientes xéricos. As folhas alongadas, mais ou menos côncavas, estão tipicamente agrupadas na base da planta (Prancha 9.5I), e suas bases foliares expandidas formam uma cisterna que acumula água. A superfície foliar está coberta por escamas peltadas que absorvem água; cada escama apresenta um pedúnculo unisseriado (de células vivas), enquanto as células radiais estão mortas na maturidade. As células mortas se expandem quando molhadas, conduzindo água para dentro (e para baixo) da escama, onde a água é osmoticamente conduzida ao interior da folha através do pedúnculo. A perda de água é reduzida com a localização dos estômatos dentro de cavidades e com a presença de uma cutícula espessa. *Tillandsia usneoides* e *T. recurvata* conseguem se desenvolver sobre uma fiação telefônica. Neste caso, a função principal das raízes adventícias é a fixação da planta no local.

As vistosas flores são polinizadas por diversos tipos de insetos, aves ou ocasionalmente morcegos. As bagas de Bromelioideae são dispersas por aves ou mamíferos, enquanto as sementes aladas de Pitcairnioideae e sementes com tufos de pêlos de Tillandsioiedeae são dispersas pelo vento.

Referências adicionais: Benzing 1980; Benzing et al. 1978; Brown e Gilmartin 1989; Smith e Wood 1975.

FIGURA 9.30 Bromeliaceae. (A, B) *Tilliandsia recurvata:* (A) planta frutificando (× 0,4); (B) caule com cápsula aberta e sementes (× 0,75). (C-L) *T. usneoides:* (C) caule com flor e fruto aberto (× 0,75); (D) flor (× 2); (E) flor com duas sépalas, duas pétalas e cinco estames removidos para mostrar o gineceu (× 3); (F) secção transversal do ovário (× 22); (G) gineceu em secção longitudinal (× 22); (H) placenta e óvulos (× 30); (I) cápsula aberta com semente (× 3); (J) semente com apêndice basal de pêlos (× 3); (K) plântula (× 6); (L) escama de uma folha (× 75). (Fonte: Smith e Wood 1975, *J. Arnold Arbor*. 56: p. 386.)



(A)

Poales: Poaceae, Panicoideae
Andropogon glomeratus var. *pumilis*: planta em fruto

(B)

Poales: Juncaceae
Juncus dichotomus: frutos

(C)

Poales: Poaceae, Ehrhartoideae
Oryza sativa: espiguetas

(D)

Poales: Typhaceae
Typha domingensis: planta em flor

(E)

Poales: Cyperaceae
Rhynchospora colorata: planta em flor

(F)

Poales: Poaceae, Chloridoideae
Uniola paniculata: espiguetas

(G)

Poales: Restionaceae
Elegia capensis: caules com folhas invaginantes

(H)

Poales: Cyperaceae
Carex verrucosa: inflorescências

(I)

Poales: Bromeliaceae
Tillandsia hotteana: bromélia hábito; planta em flor

PRANCHA 9.5 Monocotiledôneas
Poales

Typhaceae A. L. de Jussieu
(Família da taboa)

Ervas rizomatosas, aquáticas ou de brejos, com folhas e caules distalmente flutuantes ou emersos. Pêlos simples. *Folhas* alternas, dísticas, simples, *lineares*, inteiras, com venação paralela, *freqüentemente esponjosas, com canais de ar e compartimentos contendo células estreladas*, invaginantes na base; estípulas ausentes. *Inflorescências* determinadas, terminais, altamente modificadas *com numerosas flores densamente agrupadas e parecendo espigas cilíndricas/alongadas ou inflorescências globosas, flores estaminadas posicionadas sobre as carpeladas*, com freqüência subtendidas por uma bráctea linear. **Flores unissexuais (plantas monóicas)**, radiais. **Tépalas 1-6 e reduzidas**, *semelhantes a brácteas, numerosas e como aristas ou semelhantes a escamas, livres*. Estames, 1-8; filetes livres ou basalmente conatos; anteras com conectivo às vezes expandido; grãos de pólen uniporados, em mônades ou tétrades. **Carpelos 3**, conatos, **em geral apenas 1 funcional**; ovário súpero, com **placentação apical (em geral 1 lóculo)**, freqüentemente sobre um pedúnculo; 1 estigma, estendendo-se ao longo de um lado do estilete. **Um óvulo**. Nectários ausentes. Fruto drupa com cobertura seco-esponjosa ou folículo semelhante a aquênio; semente ou caroço contendo um poro, através do qual emerge o embrião (Figura 9.31).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T(1–∞), A1–8, G0

Flor carpelada: *, T3–∞, A0, G1; drupa, folículo semelhante a aquênio

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída, sobretudo no hemisfério Norte; características de ambientes aquáticos e brejosos.

Gêneros/espécies: 2/28. ***Gêneros:*** *Sparganium* (15 spp.) e *Typha* (13). Ambas ocorrem nos Estados Unidos e no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Typha* (taboa; Prancha 9.5D) e *Sparganium* são ocasionalmente utilizadas como plantas ornamentais; as folhas de *Typha* são utilizadas como fonte de fibra; os rizomas (ricos em amido), as inflorescências estaminadas jovens e o pólen dos dois gêneros podem ser consumidos.

Discussão: análises cladísticas utilizando morfologia (Dahlgren et al. 1985; Linder e Kellogg 1995; Stevenson e Loconte 1995; Stevenson et al. 2000) sustentam fortemente a monofilia de Typhaceae (incluindo Sparganiaceae). Análises baseadas em seqüências de DNA são menos inequívocas, algumas sustentando (Chase et al 1993; Davis et al. 2004; Duvall et al. 1993) e outras não sustentando a monofilia do grupo (Chase et al. 2000). Análises de seqüências de DNA e morfologia (Chase et al. 1995b; Michelangeli et al. 2003) também sustentaram a monofilia de Typhaceae (incluindo Sparganiaceae). Typhaceae é aqui amplamente circunscrita (incluindo Sparganiaceae) com base em caracteres morfológicos (ver descrição).

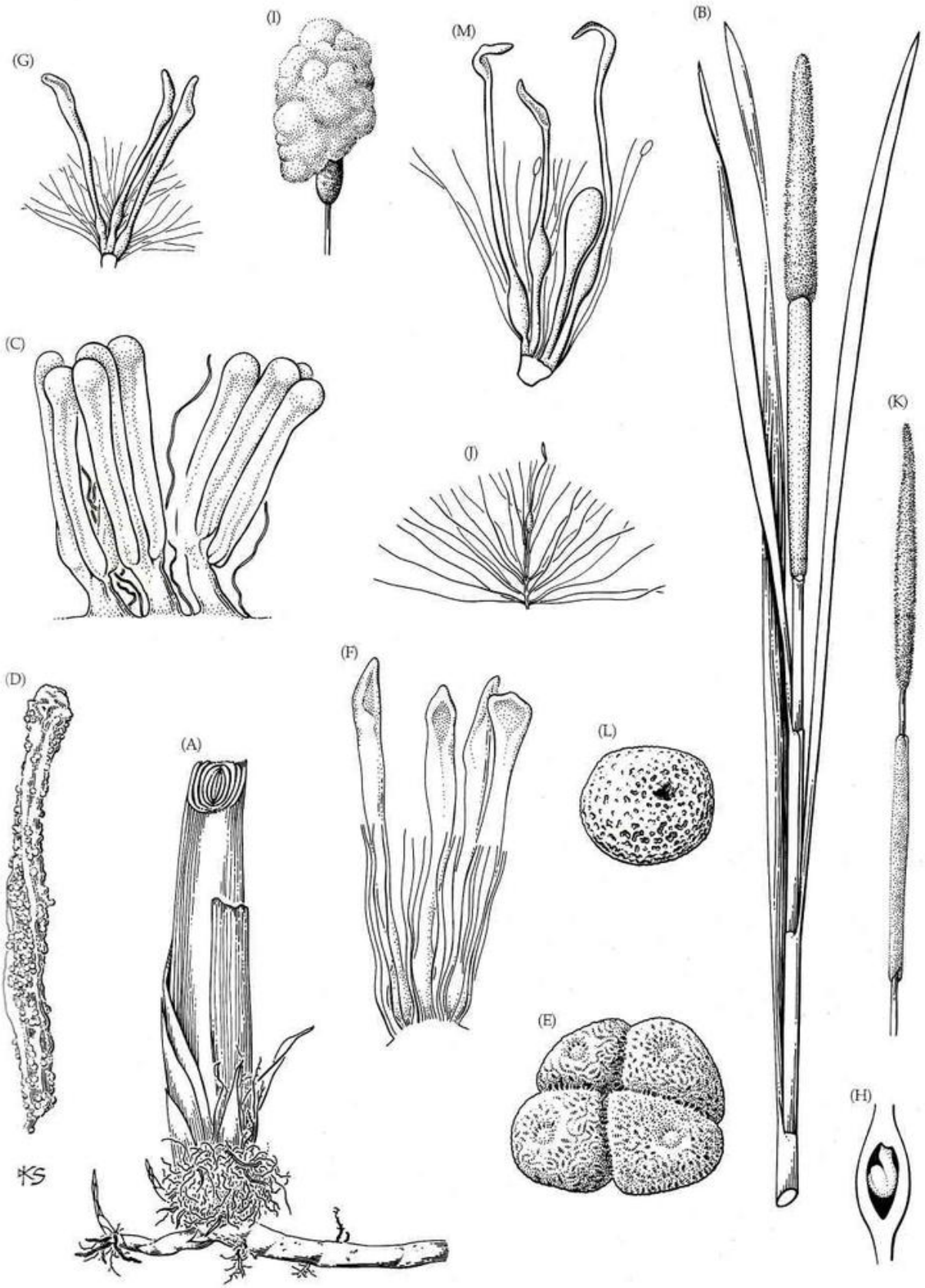
Typhaceae é polinizada pelo vento. As aristas persistentes de *Typha* auxiliam na dispersão dos frutos pelo vento, que após a dispersão abrem e liberam a única semente. As drupas seco-esponjosas de *Sparganium* devem ser dispersas por aves, mamíferos ou pela água; o fruto pode flutuar devido a sua cobertura esponjosa.

Referências adicionais: Thieret 1982; Thieret e Luken 1996.

Eriocaulaceae Martynov
(Família da sempre-viva)

Ervas com rizomas ou caules cormosos curtos; caules com feixes vasculares dispostos em 1 ou 2 anéis. Pêlos simples e unisseriados, ou em formato de T. *Folhas* alternas e geralmente espiraladas, *em geral em rosetas basais ou em tufos ao longo de caules que se ramificam, simples, estreitas e semelhantes a folhas de gramíneas*, inteiras, com venação paralela, invaginantes na base; estípulas ausentes. **Inflorescências** indeterminadas, **capitadas, subtendidas por um invólucro de brácteas rígidas e papiráceas**, *terminais, sobre um longo escapo*; escapos 1 a muitos, basalmente envolvidos por uma bráctea. **Flores unissexuais** (plantas geralmente monóicas), radiais a bilaterais, *individualmente inconspícuas, com o perianto diferenciado em cálice e corola, e às vezes rodeadas por pêlos*, geralmente na axila de uma bráctea papirácea. *Sépalas* 2 ou 3, livres ou conatas, normalmente valvadas. *Pétalas* 2 ou 3, livres (nas flores carpeladas) ou *conatas* (*nas flores estaminadas*), às vezes com glândulas secretoras de néctar próximas do ápice, às vezes reduzidas (nas flores carpeladas), em geral valvadas. Estames 2-6, freqüentemente desiguais; filetes livres ou conatos, **adnatos às pétalas**, às vezes elevados em um pedúnculo (formado pelas pétalas e filetes fusionados); anteras 1 ou 2-loculares; **grãos de pólen com um sulco de germinação alongado e espiralado** (ou, em alguns *taxa*, convoluto). Carpelos 2 ou 3, conatos; *ovário súpero, geralmente sobre um pedúnculo, com placentação axial*; estigmas 2 ou 3, diminutos. Óvulos 1 por lóculo, ortótropos, com megasporângio fino. *Fruto cápsula loculicida*; semente com testa ± longitudinalmente estriada, reticulada ou "pilosa".

FIGURA 9.31 Typhaceae. (A-J) *Typha latifolia:* (A) base de uma planta com rizomas e bases foliares invaginantes (× 0,3); (B) inflorescência e ápice de caule, porção estaminada acima e carpelada abaixo (× 0,3); (C) três flores estaminadas, os três filetes de cada flor conatos (× 15); (D) antera deiscente, com tétrades de grãos de pólen (× 31); (E) tétrades de pólen (× 31); (F) conjunto de quatro flores carpeladas (× 31); (G) conjunto de três flores carpeladas com muitos tricomas não representados para mostrar os ovários pedunculados (× 15); (H) ovário em secção longitudinal mostrando o único óvulo apical (× 31); (I) infrutescência liberando frutos (× 0,3); (J) fruto maduro, folículo semelhante a aquênio pedunculado com numerosos pêlos no pedúnculo (× 3,75). (K-M) *T. angustifolia:* (K) inflorescência mostrando o limite entre as porções carpelada e estaminada (× 0,3); (L) grão de pólen (× 1.250); (M) porção da inflorescência carpelada mostrando três flores, pêlos simples e glandulares e uma flor estéril e espatulada (× 15). (Fonte: Thieret e Luken 1996, *Harvard Pap.* Bot. 1(8): p. 32.)


(G)
(I)
(M)
(B)
(C)
(J)
(K)
(D)
(F)
(A)
(L)
(E)
(H)

Fórmula floral:

Flor estaminada: * ou X, K(2–3), C(2–3), A2–6, G0

Flor carpelada: *, K(2–3), C2–3, A0, G(2–3); cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais, com poucas espécies em regiões temperadas; geralmente em ambientes úmidos.

Gêneros/espécies: 9/1.175. ***Principais gêneros:*** *Paepalanthus* (485 spp.), *Eriocaulon* (400), *Syngonanthus* (200) e *Leiothrix* (65). A família é representada nos Estados Unidos e/ou no Canadá por *Eriocaulon*, *Lachnocaulon* e *Syngonanthus*.

Importância econômica e produtos: inflorescências secas de *Syngonanthus* e *Eriocaulon* (sempre-vivas) são usadas em arranjos florais.

Discussão: Eriocaulaceae é característica, claramente monofilética e facilmente reconhecida por suas inflorescências involucradas de flores diminutas. Às vezes são chamadas de "Compositae das monocotiledôneas". Duas famílias são tipicamente reconhecidas: Eriocauloideae (p. ex., *Eriocaulon*), que apresenta número de estames duas vezes o número de pétalas e glândulas apicais secretoras de néctar nas pétalas, e Paepalanthoideae (p. ex., *Paepalanthus*, *Leiothrix*, *Syngonanthus* e *Lachnocaulon*), que apresenta estames em número igual ao de pétalas e carece de glândulas de néctar. As duas subfamílias devem ser monofiléticas (Unwin 2004). *Paepalanthus* representa um complexo parafilético a partir do qual evoluíram os outros gêneros (Giulietti et al. 2000).

As flores de Eriocaulaceae que apresentam anteras e estiletes claramente exsertos devem ser polinizadas pelo vento, embora o néctar nas flores de *Eriocaulon* sugira que também ocorre polinização por insetos. Visitantes florais parecem ser pouco freqüentes, e a autopolinização é provavelmente comum. As sementes são presumivelmente dispersas pelo vento ou pela água.

Referências adicionais: Dahlgren et al. 1985; Kral 1966a, 1989; Stützel 1998.

Xyridaceae C. A. Agardh

Ervas, com caules bulbosos ou cormosos, ou ocasionalmente rizomas. Pêlos simples ou ramificados. *Folhas* alternas, *geralmente dísticas, às vezes equitantes e unifaciais, achatadas a cilíndricas, as da porção superior do caule reduzidas*, simples, inteiras, com venação paralela, invaginantes na base; estípulas ausentes. *Inflorescências* geralmente indeterminadas em *formato cônico ou em espiga, com brácteas persistentes, imbricadas, em arranjo espiralado, terminais, sobre longos escapos*; escapos 1 a muitos, desenvolvendo-se das axilas das brácteas ou das folhas mais internas. *Flores* bissexuais, **ligeiramente bilaterais**, *com perianto diferenciado em cálice e corola*, cada flor subtendida na axila de uma bráctea rígida, coriácea a papirácea. Sépalas 3, livres e **dimórficas, a mais interna membranosa e enrolada ao redor da corola, caindo na abertura da flor, e as 2 laterais subopostas, rígidas e papiráceas, geralmente com quilha e persistentes**. *Pétalas 3, livres e ungüículas a conatas e então formando uma corola com tudo estreito e limbo claramente 3-lobado*, imbricadas, em geral amarelas ou brancas, murcham rapidamente. **Estames 3, opostos às pétalas, geralmente alternos com 3 estaminódios;** filetes curtos e adnatos às pétalas; **estaminódios apicalmente trífidos**, *densamente cobertos com pêlos moniliformes*; grãos de pólen monossulcados ou sem aberturas. Carpelos 3, conatos; *ovário súpero com placentação parietal a central-livre ou placentação axial*; estigmas 3, ± capitados. Óvulos geralmente numerosos em cada placenta, anátropos a ortótropos, com megasporângio fino a espesso. Nectários ausentes. *Fruto geralmente cápsula loculicida*, rodeado pelo tubo da corola seco e persistente e abraçado pelas duas sépalas laterais; sementes diminutas, em geral costadas na longitudinal (Figura 9.32).

Fórmula floral:

X, K1+2, C(3), A3+3•, G(3); cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais, com poucas espécies que se estendem para regiões temperadas; característica de áreas úmidas.

Gêneros/espécies: 5/300. ***Principais gêneros:*** *Xyris* (260 spp.). A família é representada nos Estados Unidos e no Canadá apenas por *Xyris*.

Importância econômica e produtos: algumas espécies de *Xyris* são cultivadas como ornamentais, especialmente como plantas de aquário.

Discussão: a morfologia das sépalas naviculadas fornece importantes caracteres diagnósticos para a determinação das espécies, a maioria das quais pertence ao gênero *Xyris*.

As vistosas flores de *Xyris* são efêmeras, e as corolas permanecem expandidas por algumas poucas horas. Em geral, abre uma ou duas flores ao mesmo tempo por inflorescência. Flores de espécies simpátricas costumam abrir em diferentes momentos do dia. As flores consistentemente carecem de nectários e a polinização deve ser efetuada por abelhas que coletam pólen. Os pêlos moniliformes dos estaminódios devem facilitar a polinização apresentando o pólen às abelhas, ou devem enganá-las fazendo com que estas tentem coletá-los como se fossem pólen. As sementes diminutas são dispersas pelo vento ou pela água.

Referências: Kral 1966b, 1983,1992,1998.

Juncaceae A. L. de Jussieu
(Família do junco)

Ervas, freqüentemente com rizomas; corpos silicosos ausentes; *caules sólidos e cilíndricos*. *Folhas* alternas, *trísticas*, basais ou ao longo da região inferior do caule, *compostas de bainha e lâmina, a bainha geralmente aberta*; lâmina simples, inteira, com venação paralela, linear, achatada ou cilíndrica; lígula

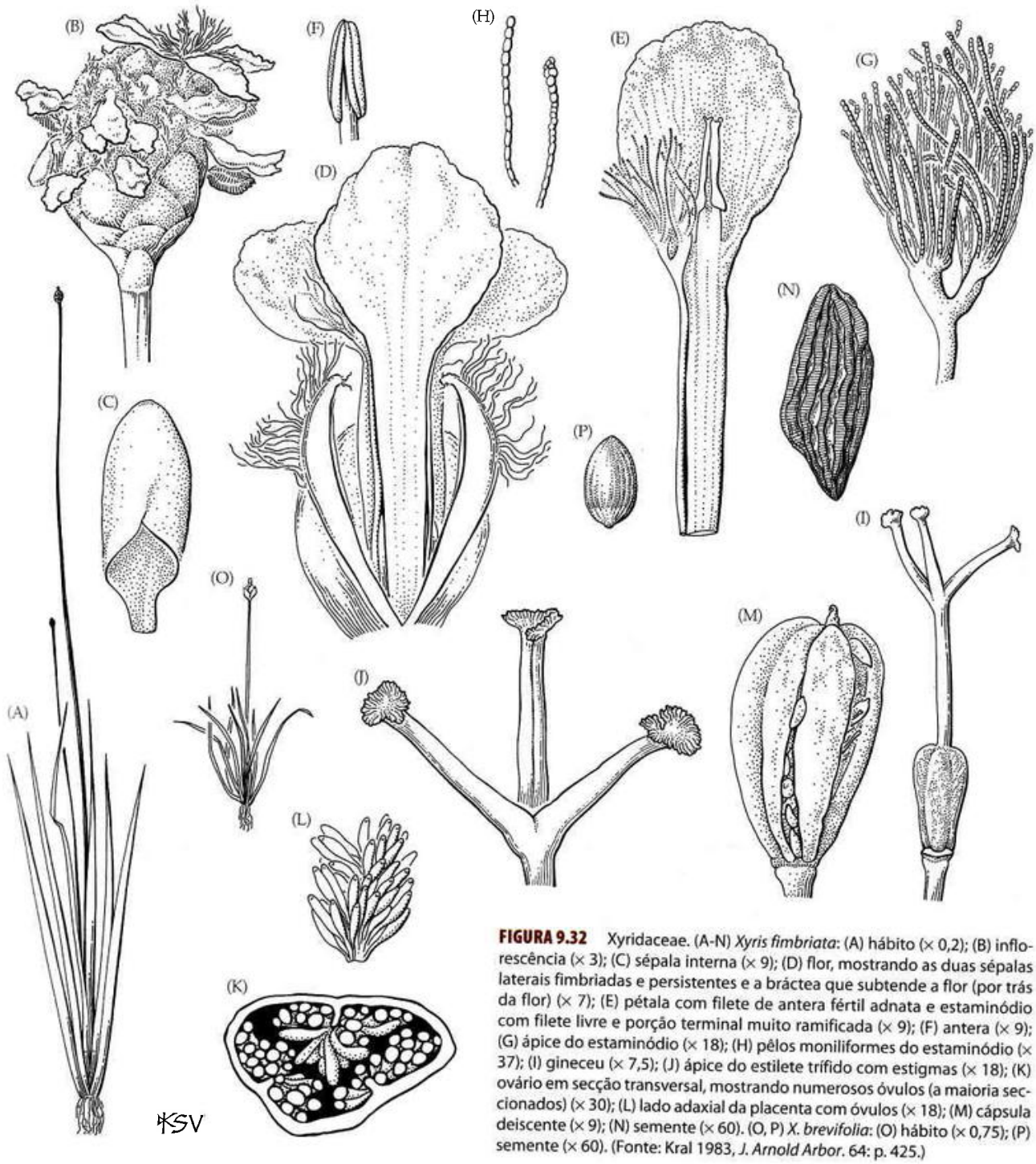


FIGURA 9.32 Xyridaceae. (A-N) *Xyris fimbriata*: (A) hábito (× 0,2); (B) inflorescência (× 3); (C) sépala interna (× 9); (D) flor, mostrando as duas sépalas laterais fimbriadas e persistentes e a bráctea que subtende a flor (por trás da flor) (× 7); (E) pétala com filete de antera fértil adnata e estaminódio com filete livre e porção terminal muito ramificada (× 9); (F) antera (× 9); (G) ápice do estaminódio (× 18); (H) pêlos moniliformes do estaminódio (× 37); (I) gineceu (× 7,5); (J) ápice do estilete trífido com estigmas (× 18); (K) ovário em secção transversal, mostrando numerosos óvulos (a maioria seccionados) (× 30); (L) lado adaxial da placenta com óvulos (× 18); (M) cápsula deiscente (× 9); (N) semente (× 60). (O, P) *X. brevifolia*: (O) hábito (× 0,75); (P) semente (× 60). (Fonte: Kral 1983, *J. Arnold Arbor.* 64: p. 425.)

e estípulas ausentes. Inflorescências basicamente determinadas, terminais, muito ramificadas, mas muitas vezes condensadas e capitadas. *Flores geralmente bissexuais*, mas ocasionalmente unissexuais (plantas dióicas), radiais, inconspícuas. *Tépalas 6, livres*, imbricadas, geralmente de cores apagadas (cinza, marrom-avermelhada, preta), mas às vezes brancas ou amareladas. *Estames (3-) 6*; filetes livres; pólen monoporado, tétrades evidentes. *Carpelos 3, conatos; ovário súpero*, com placentação axial ou parietal (ocasionalmente basal); óvulos numerosos (raramente 3); 3 estigmas, em geral alongados. Nectários ausentes. *Fruto cápsula loculicida*, com 3 a muitas sementes (Prancha 9.5B).

Fórmula floral:

*, T-6-, A(3–)6, G$\underline{\textcircled{3}}$; cápsula

Distribuição e ecologia: cosmopolita, principalmente em ambientes temperados e/ou montanos. Geralmente em ambientes alagados, mas uma notável exceção é o *Juncus trifidus*, uma planta invasora.

Gêneros/espécies: 6/400. ***Principais gêneros:*** *Juncus* (300 spp.) e *Luzula* (80). Ambos ocorrem nos Estados Unidos e no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Juncus effusus* e *J. squarrosus* são utilizados como fonte de fibra para artesanato. Algumas espécies de *Juncus* e *Luzula* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia de Juncaceae é sustentada por seqüências de ITS (Kristiansen et al. 2005; Roalson 2005). Não está claro quais dos caracteres morfológicos diagnósticos da família constituem sinapomorfias, pois estes caracteres são generalizados dentre as monocotiledôneas. Análises filogenéticas recentes (Drábková et al 2003; Roalson 2005) indicam que *Juncus* não é monofilético, tendo dado origem a *Luzula* e a um grupo de plantas cespitosas andinas (*Oxychloe* e *Distichia*). O fato de *Juncus* ser glabro sugere que esta condição deve ser uma sinapomorfia para a família (mesmo se homoplásica).

Muitos integrantes desta família parecem superficialmente com gramíneas, mas as folhas trísticas, as flores com tépalas evidentes e o fruto capsular facilitam a sua determinação correta. Em algumas espécies de *Juncus*, a bráctea que subtende a inflorescência é ereta e parece com uma continuação do caule, ficando a inflorescência com aparência de lateral.

As inconspícuas flores de Juncaceae são polinizadas principalmente pelo vento. A polinização cruzada é promovida pela presença de protoginia, mas algumas espécies são autógamas. A dispersão das pequenas sementes é efetuada pela água, pelo vento e externamente por animais.

Referência adicional: Balslev 1998.

Cyperaceae A. L. Jussieu
(Família da tiririca)

Ervas, em geral rizomatosas; **caules geralmente ± triangulares em secção transversal**, com freqüência sem folhas acima da base. *Folhas alternas, trísticas*, **com corpos silicosos cônicos**; *compostas de bainha e lâmina*, **bainha fechada**, lâmina simples, inteira a diminutamente serreada com venação paralela, lineares, achatadas; estípulas ausentes; *lígula geralmente ausente. Inflorescência em complexo arranjo de pequenas espigas* (*espiguetas*), com freqüência subtendidas por brácteas. *Flores* bissexuais ou unissexuais (então plantas geralmente monóicas), *cada uma subtendida por uma bráctea. Tépalas ausentes ou reduzidas a 3-6 escamas, aristas, ou pêlos.* **Estames 1-3** (-6); filetes livres; anteras não sagitadas; **pólen** geralmente uniporado, **em pseudomônades (3 micrósporos degeneram e formam parte da parede do pólen)**. Carpelos 2-3 conatos; ovário súpero, **com placentação basal**; **1 óvulo**; 3 estiletes, alongados. Nectários ausentes. **Fruto aquênio**, com freqüência associado com aristas persistentes do perianto (Figura 9.33).

Fórmula floral:
*, T-0–6-, A1–3 (–6), G③; aquênio

Distribuição e ecologia: cosmopolita; freqüente, mas não exclusiva, em locais encharcados.

Gêneros/espécies: 104/4.500. ***Principais gêneros:*** *Carex* (2.000 spp.), *Cyperus* (600), *Fimbristylis* (300), *Scirpus* (300), *Rhynchospora* (200), *Scleria* (200) e *Eleocharis* (200). Todos os gêneros supracitados ocorrem na América do Norte; outros gêneros comuns são *Cladium, Bulboltylis, Bulboschoenus, Eriophorum, Fuirena, Kyllinga, Schoenoplectus* e *Trichophorum*.

Importância econômica e produtos: *Cyperus papyrus* era utilizado para fazer papel pelos antigos egípcios e comumente é cultivado como planta ornamental. *Cyperus rotundus* é uma praga agrícola. *Cyperus esculentus, Mariscus umbellatus, Scirpus tuberosus e Eleocharis dulcis* apresentam órgãos subterrâneos comestíveis. Os caules e as folhas de algumas espécies de *Cyperus, Carex, Eleocharis, Lepironia* e *Scirpus* são utilizados como fonte de fibra. As raízes de *Cyperus longus* (capim-de-cheiro) e de *C. articulatus* (priprioca) apresentam odor adocicado e são utilizadas na perfumaria. As raízes de *Scirpus grossus* e de *S. articulatus* são utilizadas na medicina indiana. Várias espécies de *Carex* (Prancha 9.5H) são utilizadas como material de preenchimento ou palha.

Discussão: Cyperaceae contém corpos silicosos de formato cônico característico, que a distinguem de todas as outras monocotiledôneas. A família aparentemente é monofilética (Muasya et al. 1998). Em um abrangente estudo morfológico da família, Bruhl (1995) reconheceu 2 subfamílias e 10 tribos. As tribos representam grupos que aparecem tanto nas análises cladísticas quanto nas análises morfológicas, embora somente 4 das 10 apresentem sinapomorfias claras; as relações filogenéticas também têm sido estudadas por meio de seqüências de *rbcL* (Muasya et al. 1998). A tribo mais comum na América do Norte é Cariceae, na qual o profilo da espigueta forma um saco (perigínio) que envolve a flor.

Como Juncaceae, Cyperaceae é freqüentemente confundida com gramíneas. Cyperaceae é diagnosticada pelos caules mais ou menos triangulares, pelas folhas trísticas, pela freqüente ausência de lígula e pela bainha fechada (estes dois últimos caracteres também ocorrem em algumas gramíneas, mas nunca juntos). As flores de Cyperaceae são subtendidas por uma única bráctea ou, em *Carex*, por uma bráctea e um profilo (Prancha 9.5H), enquanto a maioria das flores de gramíneas está associada com duas brácteas (lema e pálea).

A maioria das Cyperacea é polinizada pelo vento, mas a polinização por insetos evoluiu muitas vezes, por exemplo, *Hypolytrum*, algumas espécies de *Ascolepis* e *Rhynchospora*. A dispersão dos frutos é efetuada pela água (devido à parede do fruto com consistência corticosa ou a estruturas associadas que retêm bolhas de ar, p. ex., *Cladium, Remirea, Eleocharis* e *Fuirena*), transporte externo (por meio de um gancho do eixo da inflorescência, como em *Uncinia*, ou por meio de frutos pegajosos que se aderem a penas, pêlos ou roupas, como em

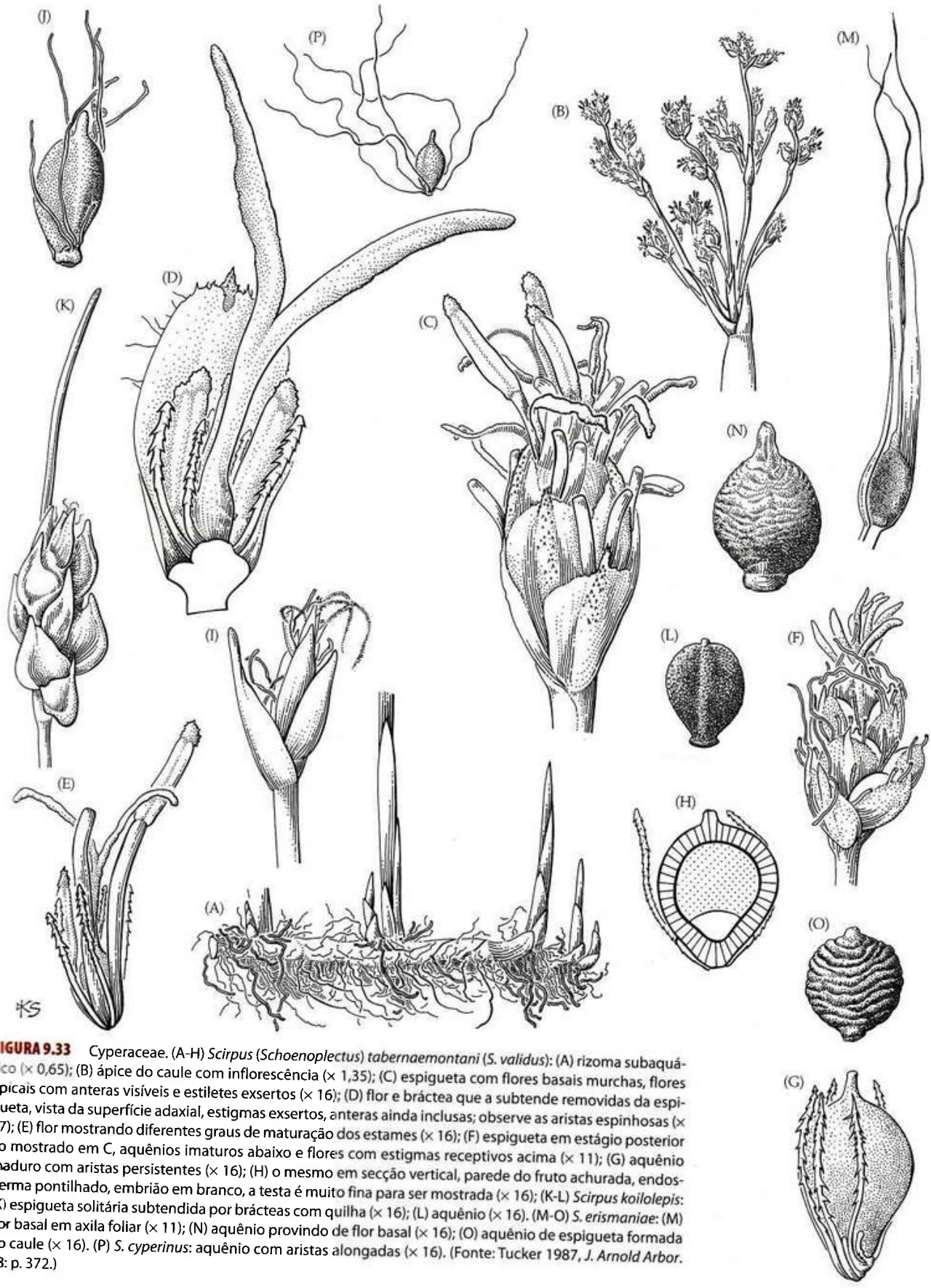


FIGURA 9.33 Cyperaceae. (A-H) *Scirpus* (*Schoenoplectus*) *tabernaemontani* (*S. validus*): (A) rizoma subaquático (× 0,65); (B) ápice do caule com inflorescência (× 1,35); (C) espigueta com flores basais murchas, flores apicais com anteras visíveis e estiletes exsertos (× 16); (D) flor e bráctea que a subtende removidas da espigueta, vista da superfície adaxial, estigmas exsertos, anteras ainda inclusas; observe as aristas espinhosas (× 27); (E) flor mostrando diferentes graus de maturação dos estames (× 16); (F) espigueta em estágio posterior ao mostrado em C, aquênios imaturos abaixo e flores com estigmas receptivos acima (× 11); (G) aquênio maduro com aristas persistentes (× 16); (H) o mesmo em secção vertical, parede do fruto achurada, endosperma pontilhado, embrião em branco, a testa é muito fina para ser mostrada (× 16); (K-L) *Scirpus koilolepis*: (K) espigueta solitária subtendida por brácteas com quilha (× 16); (L) aquênio (× 16). (M-O) *S. erismaniae*: (M) flor basal em axila foliar (× 11); (N) aquênio provindo de flor basal (× 16); (O) aquênio de espigueta formada no caule (× 16). (P) *S. cyperinus*: aquênio com aristas alongadas (× 16). (Fonte: Tucker 1987, *J. Arnold Arbor.* 68: p. 372.)

Fimbristylis), aves (imitação de arilo, em *Scleria*) ou pelo vento (por meio de aristas alongadas, como em *Eriophorum* e *Scirpus*). O perigínio de *Carex* muitas vezes auxilia na dispersão pela água.

Referências adicionais: Goetghebeur 1998; Tucker 1987.

Restionaceae R. Brown

Ervas, com rizomas; *caules em secção transversal circular, elíptica ou poliédrica, sólidos ou ocos (na região internodal)*, **anatomicamente distintas, com células "protetoras" selando as cavidades subestomáticas e com 1 ou 2 camadas de células clorenquimáticas subepidérmicas, o clorênquima separado do córtex por anéis esclerenquimatosos e parenquimatosos**; presença de corpos silicosos. Pêlos simples, às vezes achatados ou peltados. *Folhas alternas, dísticas*, em geral **com a lâmina muito reduzida**, *e a folha consistindo apenas em uma bainha aberta*; lígula geralmente ausente; estípulas ausentes. Inflorescências em vários arranjos, normalmente em espiguetas. *Flores geralmente unissexuais (plantas dióicas), com freqüência em inflorescências dimórficas*, radiais, inconspícuas, subtendidas na axila de brácteas. *Tépalas 3-6*, normalmente livres, imbricadas, em geral de coloração apagada ou esverdeada. *Estames (1-) 3*, às vezes representados por estaminódios nas flores carpeladas; filetes livres a conatos; *anteras com 1 lóculo, deiscentes por uma única fenda; pólen monoporado*. Carpelos 3, conatos, ovário súpero, com placentação apical-axial, e, em algumas, apenas com um único lóculo fértil; estigmas 3, alongados, freqüentemente plumosos. Óvulo 1 por lóculo, ortótropo, com parede do esporângio fina. Nectários ausentes. *Fruto cápsula, aquênio ou noz*, freqüentemente associado com perianto persistente.

Fórmula floral:

Flor estaminada: * T– 6 –, A (3), G0

Flor carpelada: * T– 6 –, A0, G(3), cápsula, aquênio, noz

Distribuição e ecologia: distribuída no Hemisfério Sul e mais diversa na Austrália e na África do Sul; plantas de solo pobre em nutrientes e freqüentemente de hábitats sazonais áridos com ocorrência periódica de fogo.

Gêneros/espécies: 53/485. ***Principais gêneros:*** *Restio* (90 spp.), *Ischyrolepis* (50) e *Thamnochortus* (35). Este clado não ocorre na América do Norte.

Importância econômica e produtos: alguns gêneros apresentam interesse na horticultura; por exemplo, *Chondropetalum* e *Elegia* (Prancha 9.5G). *Thamnochortus* é utilizado como material de cobertura, e muitos gêneros são importantes forrageiras.

Discussão: a monofilia da família é sustentada por caracteres anatômicos (Linder et al. 2000b) e moleculares (Briggs et al. 2000). Restionaceae é proximamente relacionada a Poaceae, Flagellariaceae e, especialmente, Centrolepidaceae, o que é evidenciado pelos grãos de pólen esféricos e monoporados e pela presença de corpos silicosos nos tecidos parenquimatosos. Centrolepidaceae (que apresenta flores muito reduzidas) pode estar inserida em Restionaceae (Linder et al. 2000b), mas é aqui tratada como sendo seu grupo-irmão, o que é sustentado por caracteres de DNA (Briggs et al. 2000). O clado Restionaceae + Centrolepidaceae partilha duas marcantes apomorfias embriológicas (parede do esporângio com células verticalmente alongadas e núcleos polares rodeados por grandes inclusões de amido), e ambas apresentam anteras com 1 lóculo. Por fim, caracteres moleculares sustentam a exclusão de dois pequenos gêneros, *Lyginia* e *Hopkinsia*, que são característicos por apresentar anteras com 2 lóculos, um caráter plesiomórfico. Eles pertencem à família australiana Anarthriaceae.

Os integrantes de Restionaceae pertencem a dois grandes clados, o primeiro contém os gêneros africanos e o segundo, os australianos (Briggs et al. 2000; Eldenäs e Linder 2000; Linder 2000; Linder et al. 2000a,b). Os integrantes do clado africano apresentam grãos de pólen com as margens das aberturas elevadas ou engrossadas e caules com cavidades subestomáticas seladas com células ("protetoras") de paredes espessas; os gêneros australianos apresentam a exina do pólen com margens atenuadas em direção ao poro de germinação, e a maioria perdeu as células "protetoras". A presença de rizomas longos e pubescentes sustenta a monofilia do clado australiano.

Outrora, apenas uns poucos gêneros eram reconhecidos dentro de Restionaceae, por exemplo, *Restio*, que incluía tanto espécies africanas quanto australianas. Hoje, muitos gêneros menores são aceitos e considera-se que *Restio* esteja restrito à África (Briggs e Johnson 1998a,b; Linder 1985). Estudos recentes demonstraram que circunscrições genéricas adicionais são necessárias.

As inconspícuas flores de Restionaceae são polinizadas pelo vento, embora algumas espécies sejam autógamas ou apomíticas. A dispersão das pequenas sementes (ou aquênios ou nozes em gêneros com frutos indeiscentes) é freqüentemente efetuada pelo vento; algumas espécies apresentam tépalas modificadas (como asas, aristas, pêlos ou espinhos) que presumivelmente auxiliam na dispersão. Alguns gêneros (p. ex., *Willdenowia* e *taxa* afins) apresentam frutos com estruturas carnosas associadas que devem atrair formigas. *Alexgeorgea* é incomum, pois apresenta flores carpeladas subterrâneas (mas com o longo estigma exposto na superfície do solo); a polinização nesse gênero deve ser efetuada pelo vento, mas o mecanismo de dispersão dos frutos é desconhecido.

Referências adicionais: Carlquist 1976b; Rudall and Linder 1988.

Poaceae Barnhart
(= Gramineae A. L. de Jussieu)
(Família das gramíneas)

Ervas, freqüentemente rizomatosas, mas árvores nos bambus tropicais; *caules com nós marcados, de secção transversal circular a elíptica, sólidos ou ocos*; com corpos silicosos. *Folhas* alternas, *dísticas, consistindo em bainha, lígula e lâmina; a bainha envolve o caule, as margens da bainha sobrepostas mas não fusionadas* ou, ocasionalmente, unidas formando um tubo; lígula constituída por uma borda ou franja membranosa de pêlos na superfície adaxial da bainha; lâmina simples, em geral linear, normalmente com venação paralela, achatadas ou às vezes enroladas em tubo, contínuas com a bainha ou pseudopecioladas. Inflorescência em espiga, panícula, cima, ou racemos

Chave para os Principais Clados de Poaceae

1. Células especializadas, denominadas células braciformes, dentro das folhas da maioria das espécies; estames freqüentemente mais de 3 2
1. Células braciformes e fusóides ausentes; estames 3 ou menos 3
2. Estigmas 3; principalmente árvores . . . . . Bambusoideae
2. Estigmas 2; ervas . . . . . Ehrhartoideae
3. Espiguetas comprimidas perpendicularmente ao plano de arranjo de glumas e antécios, não se desprendendo e caindo na maturidade como antécios separados, mas como uma unidade; com 1 antécio que porta cariópse . . . . . Panicoideae
3. Espiguetas não comprimidas, ou comprimidas paralelamente ao plano de arranjo das glumas e antécios, na maturidade os antécios se desprendem individualmente acima das glumas; geralmente com mais de um antécio, com uma cariópse cada 4
4. Nervuras nas folhas separadas por mais de 4 células do mesófilo; bainha dos feixes vasculares com poucos cloroplastos, translúcidas em secção transversal (anatomia C_3); presença ou ausência de micropêlos bicelulares na epiderme foliar 5
4. Nervuras nas folhas separadas por 2-4 células; bainhas do feixe vascular com numerosos cloroplastos, marcadamente verdes em secção transversal (anatomia C_4); presença de micropêlos bicelulares na epiderme foliar 6
5. Ausência de micropêlos bicelulares na epiderme foliar; células subsidiárias com lados paralelos; plantas de hábito variável, mas principalmente menores que 1 metro de altura . . . . . Pooideae
5. Micropêlos bicelulares geralmente presentes na epiderme foliar; células subsidiárias em formato de domo, plantas geralmente com mais de 1 metro de altura . . . . . Arundinoideae s.s.
6. Micropêlos bicelulares geralmente bulbosos; aristas, se presentes, não-ramificadas . . . . . Chloridoideae
6. Micropêlos bicelulares ± lineares, aristas divididas em 3 partes . . . . . Aristidoideae

de *espiguetas*. *Espigueta composta de um eixo e duas brácteas basais (glumas) dísticas proximamente sobrepostas e antécios*; dividindo-se acima das glumas ou permanecendo intacta na maturidade, paralelamente comprimida ou perpendicular ao plano de arranjo das glumas e antécios. *Glumas* geralmente 2, de tamanho igual ou desigual. **Antécios** 1 a numerosos por espigueta, compostos de uma bráctea (o *lema*) subtendendo a flor e outra estrutura como bráctea (a *pálea*, um profilo); esta última estrutura encontra-se entre a flor e o eixo da espigueta. Os lemas, às vezes com 1 ou mais aristas aciculares, curvas ou retas. Pálea freqüentemente translúcida, menor que, e parcialmente protegida pelo lema, freqüentemente apresentando 2 quilhas. Flores pequenas, bissexuais ou unissexuais (plantas monóicas ou dióicas), geralmente polinizadas pelo vento, muito reduzidas em tamanho e em número de peças florais. Lodículas (= peças periânticas) geralmente 2, translúcidas. Estames (1-) 3 (-6 ou numerosos); *anteras geralmente sagitadas*; pólen monoporado. Carpelos 3, mas com freqüência parecendo 2, conatos; estigmas 2 (-3), plumosos, com papilas multicelulares; ovário súpero, com 1 lóculo e 1 óvulo subapical a quase basal, anfítropo ou semi-anátropo, com parede do megasporângio fina a espessa. **Fruto cariópse unisseminado (grão)** com a parede do fruto fusionada à semente (menos freqüentemente, a parede do fruto e a semente, livres); com freqüência associado com partes da espigueta que auxilia na dispersão. **Embrião com um cotilédone muito modificado (escutelo), de posição lateral** (Figuras 9.34 e 9.35).

Fórmula floral: *, T-2-, A(1–)3(–6), G(2–3); cariópse

Nota: caracteres da espigueta são úteis na identificação, incluindo tamanho, plano de compressão, presença ou ausência de glumas, número de antécios, presença de antécios incompletos ou estéreis, número de nervuras nas glumas e lemas, presença ou ausência de aristas e agregação das espiguetas em inflorescências secundárias.

Distribuição e ecologia: cosmopolita, em desertos, ambientes marinhos e de água doce e em todos os outros tipos de ecossistemas, exceto grandes altitudes. Campos nativos se desenvolvem em ecossistemas que apresentam estiagem sazonal, relevo ondulado e fogo periódico, e em alguns casos estão associados com pastoreio e certos tipos de solos. Comunidades dominadas pelas gramíneas, tais como as pradarias da América do Norte, os Pampas, o Veldt africano e as estepes euro-asiáticas, representam algo como 24% da vegetação terrestre. Os bambus lenhosos desempenham papel importante na ecologia das florestas tropicais e temperadas da Ásia.

Gêneros/espécies: cerca de 650/9.700. Os gêneros mais importantes são mencionados nos tratamentos dos principais subgrupos.

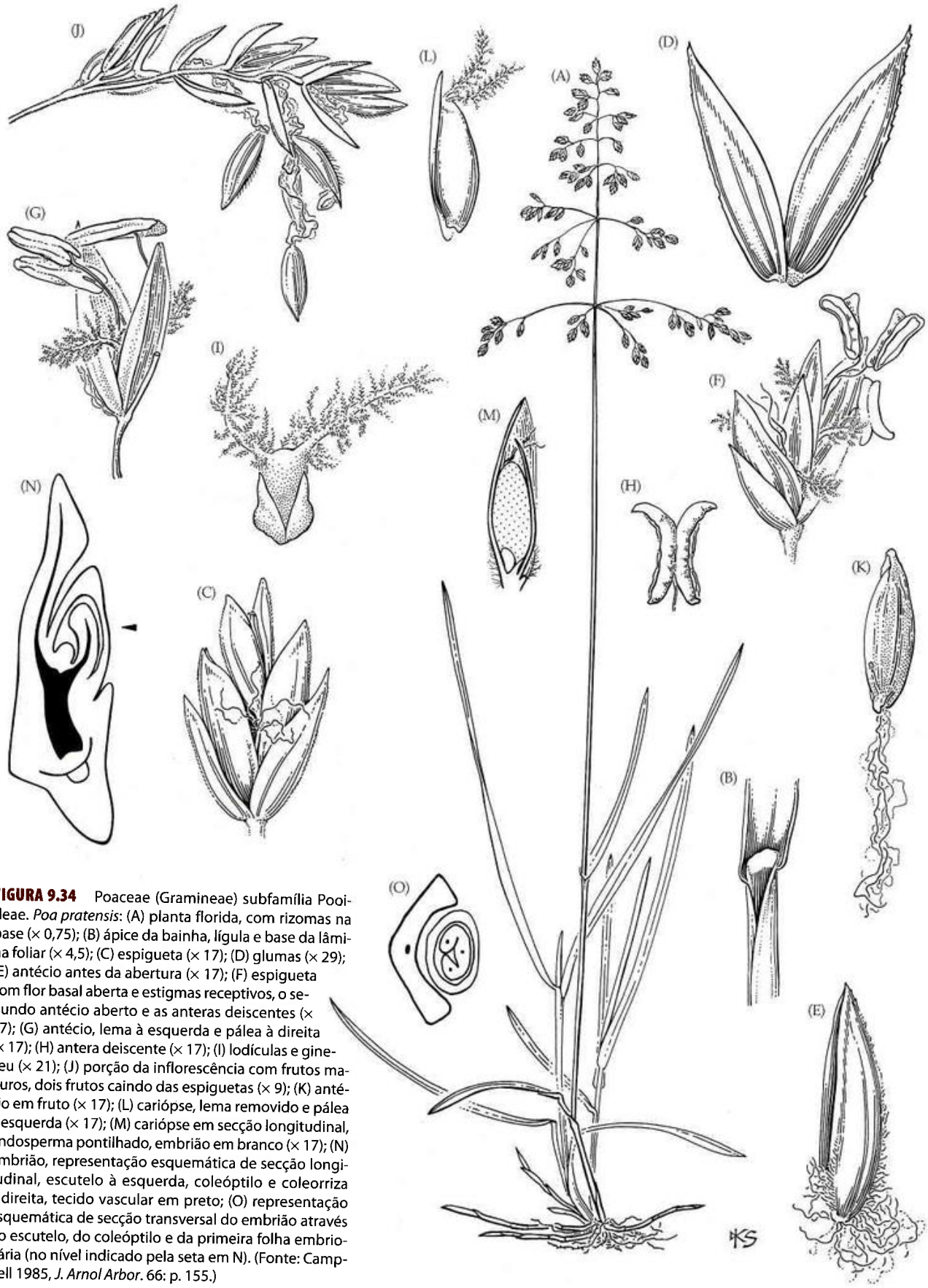


FIGURA 9.34 Poaceae (Gramineae) subfamília Pooideae. *Poa pratensis*: (A) planta florida, com rizomas na base (× 0,75); (B) ápice da bainha, lígula e base da lâmina foliar (× 4,5); (C) espigueta (× 17); (D) glumas (× 29); (E) antécio antes da abertura (× 17); (F) espigueta com flor basal aberta e estigmas receptivos, o segundo antécio aberto e as anteras deiscentes (× 17); (G) antécio, lema à esquerda e pálea à direita (× 17); (H) antera deiscente (× 17); (I) lodículas e gineceu (× 21); (J) porção da inflorescência com frutos maduros, dois frutos caindo das espiguetas (× 9); (K) antécio em fruto (× 17); (L) cariópse, lema removido e pálea à esquerda (× 17); (M) cariópse em secção longitudinal, endosperma pontilhado, embrião em branco (× 17); (N) embrião, representação esquemática de secção longitudinal, escutelo à esquerda, coleóptilo e coleorriza à direita, tecido vascular em preto; (O) representação esquemática de secção transversal do embrião através do escutelo, do coleóptilo e da primeira folha embrionária (no nível indicado pela seta em N). (Fonte: Campbell 1985, *J. Arnol Arbor*. 66: p. 155.)

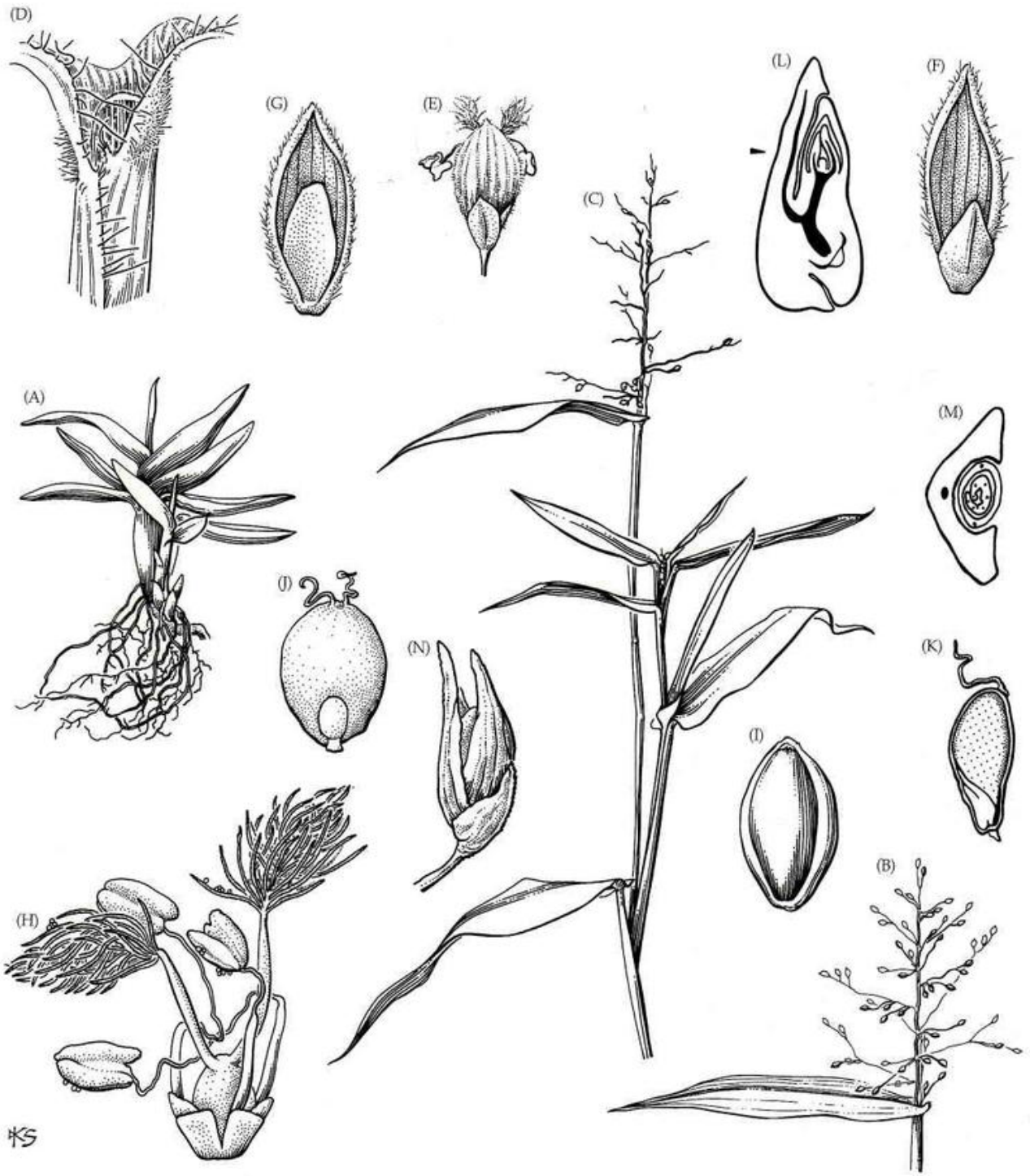


FIGURA 9.35 Poaceae (Gramineae) subfamília Panicoideae. (A-M) *Panicum* (*Dichantelium*) *clandestinum*: (A) parte da roseta, no inverno (× 0,7); (B) inflorescência composta por espiguetas casmógamas (× 0,7); (C) região apical da planta, espiguetas casmógamas em fruto ou liberadas da inflorescência, inflorescência de espiguetas cleistógamas na parte inferior (× 0,7); (D) região apical de bainha foliar, base da lâmina e lígula (× 8); (E) espiguetas casmógamas em antese (× 8); (F) primeira (menor) e segunda (maior) glumas (× 14); (G) lema (pubescente) e pálea estéreis (× 14); (H) flor de espigueta cleistógama (× 27); (I) lema fértil (atrás) e pálea rodeando cariopse madura (× 14); (J) cariópse madura (× 14); (K) secção longitudinal de cariópse, embrião à esquerda, endosperma pontilhado (× 16); (L) representação esquemática do embrião em secção longitudinal, escutelo à esquerda, coleóptilo e coleorriza à direita, tecido vascular em preto, observe o mesocótilo acima do traço vascular que o conecta ao escutelo; (M) representação esquemática de secção transversal do embrião através do escutelo, do coleóptilo e da primeira folha embrionária (no nível indicado pela seta em L). (N) *P. anceps*: espigueta em fruto (× 14). (Fonte: Campbell 1985, *J. Arnold Arbor.* 66: p. 172.)

Importância econômica e produtos: a fundamental importância econômica das gramíneas está no fato de serem fonte de alimento: cerca de 70% das terras cultivadas estão cobertas por gramíneas, e mais de 50% das calorias consumidas pela humanidade provêm destas. A humanidade cultiva cereais há pelo menos 10 mil anos. O surgimento da civilização foi possível com a domesticação do trigo (*Triticum aestivum*), da cevada (*Hordeum vulgare*) e da aveia (*Avena sativa*) no Oriente Médio; do sorgo (*Sorghum bicolor*) e do milheto (*Pennisetum americanum*) na África; do arroz (*Oryza sativa*) no Sudeste da Ásia; e do milho (*Zea mays*) na América Central. Em termos de produção global, os quatro maiores cultivos são gramíneas: cana-de-açúcar (*Saccharum officinale*), trigo, arroz e milho. O centeio e o sorgo estão entre os primeiros doze cultivos.

As gramíneas também são utilizadas para a alimentação do gado, o controle da erosão, a produção de grama, e como fonte de açúcares para a fermentação de bebidas alcoólicas, tais como a cerveja e o uísque. Os bambus são economicamente importantes em regiões tropicais pelos brotos jovens, que são comestíveis, pelas fibras utilizadas para fabricar papel, pela polpa para fabricar raiom e pelos caules resistentes utilizados como material de construção.

Relações filogenéticas das subfamílias: as gramíneas são facilmente reconhecidas e sua monofilia tem sido sustentada por caracteres tanto morfológicos quanto de DNA. Estudos moleculares recentes baseados em seqüências de *rbcL, ndhF, rpoc2, ITS*, granule-bound-starch synthase I (GBSSI) e fitocromo B estão de acordo com muitas relações filogenéticas inferidas a partir de caracteres estruturais (Grass Phylogeny Working Group, GPWG 2001) e sustentam o reconhecimento de 12 subfamílias. Anomochlooideae (nativa do Brasil), Pharoideae (trópicos do Velho e do Novo Mundo) e Puelioideae (Oeste da África) são as três linhagens que primeiro divergiram das demais, embora juntas incluam apenas 25 das quase 10.000 espécies da família. As demais espécies estão incluídas em dois grandes grupos. Um, o clado do BEP, inclui Bambusoideae s.s., Ehrhartoideae e Pooideae; o clado PACCAD inclui Panicoideae, Arundinoideae s.s., Chloridoideae, Centothecoideae, Aristidoideae e Danthonioideae (Clark et al. 1995; Soreng e Davis 1998; Hilu et al. 1999; GPWG 2001). O clado PACCAD é sustentado por caracteres embriológicos do entrenó longo do mesocótilo (ver Figura 9.35L) e aparece fortemente sustentado em todas as análise moleculares. O suporte para o clado BEP é fraco, e arranjos alternativos para as três subfamílias são possíveis. Todas as subfamílias reconhecidas pelo GPWG (2001) são monofiléticas, embora apenas algumas delas apresentem sinapomorfias morfológicas que caracterizam todos os seus integrantes. Com mais freqüência, são sustentadas por conjuntos de estados de caracteres que são diagnósticos para os grandes subgrupos.

São apresentados aqui dados sobre a distribuição geográfica, as relações filogenéticas internas, a estrutura sistemática e os gêneros importantes para as principais cinco subfamílias: Bambusoideae s.s., Ehrhartoideae, Chloridoideae, Panicoideae e Pooideae. Os caracteres diagnósticos das principais subfamílias são apresentados na chave que

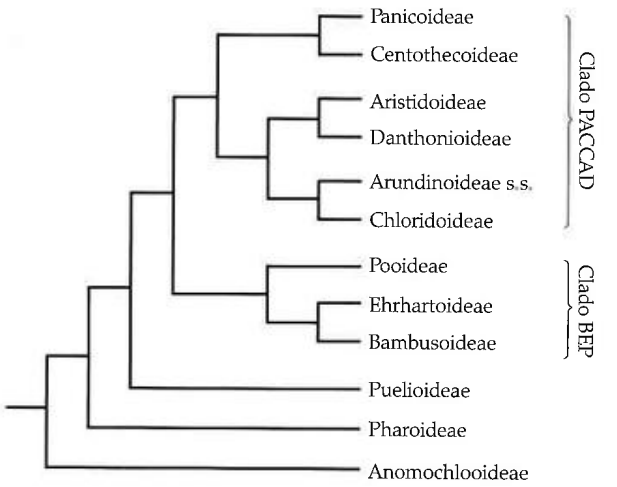


FIGURA 9.36 Filogenia de Poaceae. (Modificada de Clark et al. 1995 e do Grass Phylogeny Group 2001.)

acompanha este texto; observe que os melhores caracteres estruturais que separam as subfamílias são anatômicos, mas caracteres morfológicos são utilizados sempre que possível. As relações filogenéticas entre as principais subfamílias (junto com alguns outros caldos menores) são mostradas na Figura 9.36 (GPWG 2001).

Anomochlooideae (incluindo *Anomochloa* e *Streptochaeta*) foi originalmente incluída em Bambusoideae, mas na verdade são filogeneticamente distantes. As espécies são herbáceas e apresentam inflorescência com morfologia única, que são difíceis de interpretar e que certamente não lembram as características espiguetas das demais gramíneas. Essa subfamília é o grupo-irmão do resto da família (ver Figura 9.36; Clark et al. 1995, 1996; Soreng e Davis 1998), o que sugere que a espigueta das gramíneas provavelmente se desenvolveu após o surgimento das Anomochlooideae.

No passado, Pharoideae e Puelioideae, assim como Anomochlooideae, estavam incluídas em Bambusoideae. Elas apresentam espiguetas convencionais, unifloras em Pharoideae e multifloras em Puelioideae. Uma mudança de 3 para 2 estigmas ocorreu após a origem de Pharoideae, mas antes da origem de Pueliodeae. As lâminas foliares de Pharoideae são torcidas, apresentando a superfície abaxial para cima.

Bambusoideae s.s. inclui plantas herbáceas e lenhosas, com distribuição principalmente tropical. As espécies herbáceas formam um clado; os bambus lenhosos estão filogeneticamente divididos em um clado tropical e um outro temperado. Os bambus lenhosos, com caules de até 40 metros de altura, certamente não lembram em nada os gramados. A floração em muitos bambus lenhosos também é marcante, ocorrendo em ciclos de até 120 anos. Mesmo quando os caules individuais vivem somente uma ou algumas décadas, algum tipo de "relógio" sincroniza a florada de todos os indivíduos de uma espécie ao longo da área de ocorrência. Gêneros importantes de bambus lenhosos são *Bambusa* (120 spp.), *Chusquea* (100), *Arundinaria* (50), *Sasa* (50) e *Phyllostachys* (45).

Ehrhartoideae inclui Ehrharteae do hemisfério Sul e Oryzeae, amplamente distribuída. Esta última inclui plantas aquáticas ou de áreas brejosas. As Oryzeae mais amplamente conhecidas e comercialmente importantes são o arroz asiático (*Oryza sativa*, Prancha 9.5C) e o arroz silvestre norte-americano (*Zizania aquatica*).

Pooideae apresenta distribuição principalmente temperada, sobretudo no hemisfério Norte. Gêneros importantes incluem muitos cereais (trigo, cevada, aveia; ver Importância econômica e produtos) bem como o centeio (*Secale cereale*), gramas para gramados (*Poa*, 500 spp.), forrageiras (*Festuca*, 450; *Phleum*; *Dactylis*; etc.) e algumas pragas (p. ex., *Agrostis*, 200, e *Poa*). Outros gêneros importantes dessa subfamília são *Stipa* (300), *Calamagrostis* (270), *Bromus* (150) e *Elymus* (150).

Chloridoideae apresenta pêlos bicelulares característicos na epiderme foliar, que devem ser sinapomórficos para um subgrupo dessa subfamília. Todas (exceto duas) Chloridoideae apresentam fotossíntese C_4. A subfamília é mais diversa em regiões tropicais áridas e semi-áridas, onde a anatomia C_4 é presumivelmente vantajosa. Centros de distribuição na Austrália e na África sugerem uma origem no hemisfério Sul. Gêneros importantes são *Eragrostis* (350 spp.), *Muhlenbergia* (160), *Sporobolus* (160), *Chloris* (55), *Spartina* (15) e *Eustachys* (10). Os três primeiros parecem ser polifiléticos.

Panicoideae tem sido aceita de longa data, devido às suas distintivas espiguetas (ver Chave para Poaceae). Essa subfamília é principalmente tropical ou subtropical e contém duas grandes tribos, Andropogoneae e Paniceae, junto com alguns outros grupos menores. Andropogoneae é facilmente reconhecida, pois suas espiguetas são com freqüência pareadas e dispostas em inflorescência linear (Prancha 9.5A). Paniceae não é um grupo tão homogêneo. O gênero *Panicum* (*sensu lato*) foi outrora interpretado como um táxon heterogêneo, mas hoje é sabidamente polifilético (Aliscioni et al. 2003). *Dichanthelium* deveria ser excluído de *Panicum*, bem como muitos outros gêneros menores. *Panicum* s.s. inclui cerca de 150 espécies, todas elas C_4. Outros gêneros importantes são *Paspalum* (330), *Andropogon* (100), *Setaria* (100), *Sorghum* (20) e *Zea* (4).

As outras subfamílias do clado PACCAD são estrutural e geneticamente diversas. Abrangem desde espécies do deserto (*Aristida*, 250 spp., o maior gênero das Aristidoideae) até plantas gigantes de brejo (*Phragmites*, de *Arundinoideae* s.s).

Discussão: Poaceae fica atrás de Asteraceae, Orchidaceae e Fabaceae em número de espécies, mas as supera em importância econômica. Poaceae também é importantíssima em termos de área ocupada. A monofilia da família é sustentada por caracteres fenotípicos (perianto reduzido, fruto cariópse e atributos do embrião e da parede do grão de pólen), bem como por seqüências de DNA. Semelhanças com Cyperaceae quanto ao hábito e às espiguetas representam convergências. Cyperaceae é mais proximamente relacionado a Juncaceae, e Poaceae pertence ao Clado graminóide (ver Figura 9.29).

As gramíneas tem sido muito bem-sucedidas em termos ecológicos e puderam diversificar-se devido a uma série de adaptações essenciais. A espigueta (ver Prancha 9.5) protege as flores ao mesmo tempo que permite a polinização quando as lodículas abrem. As espiguetas apresentam diversas adaptações para a dispersão dos frutos. A versatilidade no sistema reprodutivo, incluindo autopolinização e agamospermia, faz com que muitas Poaceae sejam colonizadoras de grande sucesso. As anatomias foliares C3 e C4 permitem que as gramíneas possam adaptar-se a uma ampla variedade de hábitats. Há meristemas localizados na base das bainhas e dos entrenós. Assim, as gramíneas toleram fogo e pastoreio muito melhor do que as outras plantas. O desenvolvimento de grandes pradarias durante o Mioceno (25-5 milhões de anos atrás) deve ter propiciado o surgimento dos grandes herbívoros, que, por sua vez, foram fonte de alimento e um estímulo para a evolução do *Homo sapiens*.

A importância econômica e ecológica da família tem motivado um considerável interesse sistemático. No início do século XIX, as diferenças entre as espiguetas de Pooideae e Panicoideae levaram Robert Brown a dividir a família nesses dois grandes grupos. No início do século XX, caracteres da epiderme foliar e número cromossômico promoveram a separação das Chloridoideae das Pooideae. Na metade do século XX, caracteres da anatomia foliar interna, bem como caracteres embriológicos, levaram ao reconhecimento de 5 a 8 subfamílias. Diferenças anatômicas foram associadas com diferentes rotas fotossintéticas. O tipo C_3 é mais eficiente em climas frios e temperados, enquanto o tipo C_4 é vantajoso em regiões de temperatura alta e com baixa umidade. O tipo C_3 é a condição plesiomórfica na família; todas as espécies C_4 pertencem ao clado PACCAD, embora muitos *taxa* C_3 também façam parte dele.

Referências adicionais: Aliscioni et al. 2003; Barker et al. 1995; Campbell 1985; Clark and Pohl 1996; Clark et al. 2000; Clark and Judziewicz 1996; Clayton and Renvoize 1986; Judziewicz et al. 1999; Kellogg and Linder 1995; Kellogg and Watson 1993; Soderstrom et al. 1987; Tucker 1996; Watson and Dallwitz 1992.

Zingiberales

A monofilia de Zingiberales é sustentada por morfologia (Dahlgren e Rasmussen 1983; Kress 1990, 1995; Stevenson e Loconte 1995; Stevenson et al. 2000; Tomlinson 1962) e por seqüências de DNA (Chase et al. 1995b, 2000; Davis et al. 2004; Källersjö et al. 1998; Smith et al. 1993; Soltis et al. 1997, 2000). Prováveis sinapomorfias incluem o hábito de ervas grandes com elementos de vasos mais ou menos limitados às raízes; a presença de corpos silicosos na bainha dos feixes vasculares; as folhas claramente diferenciadas em pecíolo e lâmina, com venação peninérvea, freqüentemente partindo-se entre as nervuras secundárias, com a lâmina enrolada como um tubo na prefoliação, pecíolo (e nervura mediana) com canais aeríferos expandidos, flores bilaterais (mas, nos *taxa* mais especializados, sem plano de simetria); o pólen geralmente sem exina; o ovário ínfero; e as sementes ariladas com perisperma (Figura 9.37A).

As relações filogenéticas entre os grupos mais internos de Zingiberales estão razoavelmente bem compreendidas devido a cuidadosos estudos morfológicos e de cpDNA (Dahlgren e Rasmussen 1983; Kress 1990, 1995; Kress et al. 2001; Tomlinson 1962, 1969a). Cannaceae, Marantaceae,

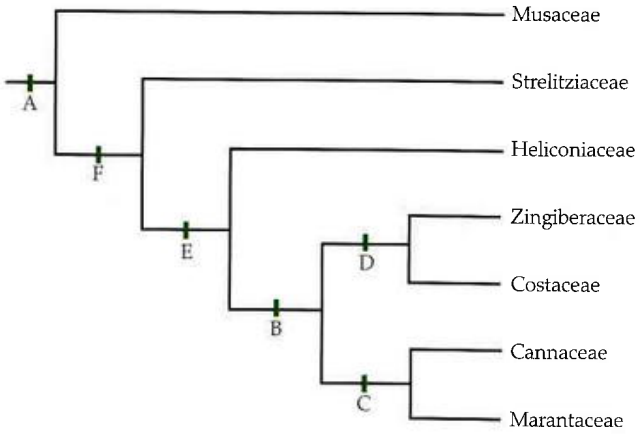


FIGURA 9.37 Filogenia de Zingiberales, tal como discutida neste texto. (Modificada de Kress 1990, 1995; Kress et al. 2001; Soltis et al. 2000, 2005; Chase et al. 2000.)

Zingiberaceae e Costaceae formam um clado baseado na redução do androceu a um único estame funcional, na presença de estaminódios conspícuos, nas sementes com mais perisperma que endosperma, na ausência de rafídeos nos tecidos vegetativos e nas folhas que não se rasgam facilmente (Figura 9.37B). Dentro desse clado, Marantaceae e Cannaceae provavelmente são grupos-irmãos, como evidenciado por suas flores assimétricas e pelo androceu com apenas a metade de um estame fértil, sendo a outra metade expandida e estaminodial (Figura 9.37C). Zingiberaceae e Costaceae constituem um clado sustentado pelo caráter pouco freqüente de um único estame funcional envolvendo mais ou menos o estilete, pela presença de lígula no ápice da bainha foliar, pelas sépalas conatas, pelos estaminódios fusionados e pela redução de 2 dos 3 estigmas (Figura 9.37D). Heliconiaceae, Strelitziaceae e Musaceae constituem um complexo parafilético, e as relações entre tais famílias ainda não estão claras. Heliconiaceae pode ser o grupo-irmão do clado formado por Cannaceae-Marantaceae-Zingiberaceae-Costaceae, como sustentado por prováveis sinapomorfias tais como a presença de um estame mediano estéril e externo, pétalas conatas e detalhes da anatomia das raízes (Figura 9.37E). Strelitziaceae deve ser o grupo-irmão do clado que contém todas as famílias supracitadas, sendo que todas apresentam folhas dísticas (Figura 9.37F). Musaceae (família da banana) é provavelmente o grupo-irmão do resto da ordem; essa família reteve a condição plesiomórfica de folhas com arranjo espiralado.

Zingiberales contém 8 famílias e cerca de 1.980 espécies; as principais famílias são **Cannaceae**, **Marantaceae**, **Zingiberaceae**, Costaceae, Heliconiaceae, Strelitziaceae e Musaceae.

Zingiberaceae Martinov
(Família do gengibre)

Pequenas a grandes **ervas aromáticas, com células secretoras contendo óleos aromáticos, diversos terpenos e compostos fenil-propanóides**. Pêlos simples. *Folhas* alternas, *dísticas*, simples, inteiras, geralmente pecioladas, *com lâmina bem desenvolvida, venação peninérvea*, base invaginante, *e uma lígula*; pecíolos com canais de ar, estes separados em segmentos por meio de diafragmas compostos por células estreladas; estípulas ausentes. Inflorescências indeterminadas, mas compostas por unidades determinadas (cimosas) nas axilas de brácteas geralmente conspícuas. *Flores* bissexuais, *bilaterais*, em geral durando apenas 1 dia. *Sépalas 3, conatas*, imbricadas. *Pétalas 3, conatas, freqüentemente com um lóbulo maior do que os outros*, imbricadas. *Estame 1, canaliculado, abraçando o estilete*; estaminódios, geralmente 4 (**2 maiores, conatos e formando um labelo**, *2 menores, estes livres ou conatos com os 2 estaminódios maiores*); grãos de pólen monossulcados ou sem abertura, exina muito reduzida. Carpelos 3, conatos; *ovário ínfero*, geralmente com placentação axial; *estilete contido em um sulco entre os sacos polínicos da antera*; 1 estigma, em formato de funil. Óvulos ± numerosos. *Nectários 2, posicionados no ápice do ovário. Fruto cápsula seca ou carnosa, ou baga*; sementes geralmente ariladas; presença de endosperma e perisperma (Figura 9.38).

Fórmula floral:

X, K(3), C(2+1), A(2•+2•) + 1, G(3); cápsula carnosa, baga

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais; sobretudo em sub-bosque sombreado ou semi-sombreado; ocasionalmente em brejos. Reprodução assexual ocorre em algumas espécies do gênero *Globba*.

Gêneros/espécies: 50/1.000. ***Principais gêneros:*** *Alpinia* (150 spp.), *Amomum* (120), *Zingiber* (90), *Globba* (70), *Curcuma* (60), *Kaempferia* (60) e *Hedychium* (50). A família é representada nos Estados Unidos por *Alpinia, Curcuma, Hedychium* e *Zingiber* (todos ocasionalmente naturalizados).

Importância econômica e produtos: a família contém muitas especiarias importantes, incluindo *Zingiber* (gengibre), *Curcuma, Amomum* e *Elettaria* (cardamomo). Os rizomas de muitas espécies de *Curcuma* são utilizados como fonte de amido. *Alpinia, Curcuma, Hedychium, Globba, Nicolaia, Renealmia* e *Zingiber* são cultivados como espécies ornamentais.

Discussão: a monofilia de Zingiberaceae tem sido sustentada por caracteres de DNA (Smith et al. 1993; Kress 1995; Wood et al. 2000) e morfológicos (Kress 1990). A família está proximamente relacionada com Costaceae, que é freqüentemente incluída como uma subfamília dentro de Zingiberaceae (ver Rogers 1984).

Tamija e *Siphonochilus* representam duas linhagens que divergiram cedo dos demais componentes da família e são característicos por seus estaminódios laterais bem desenvolvidos e fusionados ao labelo. Esta é a condição ancestral, que também é evidente na família-irmã, Costaceae. Os outros gêneros pertencem a dois clados principais: Alpinioideae (folhas perpendiculares ao rizoma) e Zingiberoideae (folhas paralelas ao rizoma) (Kress et al. 2002).

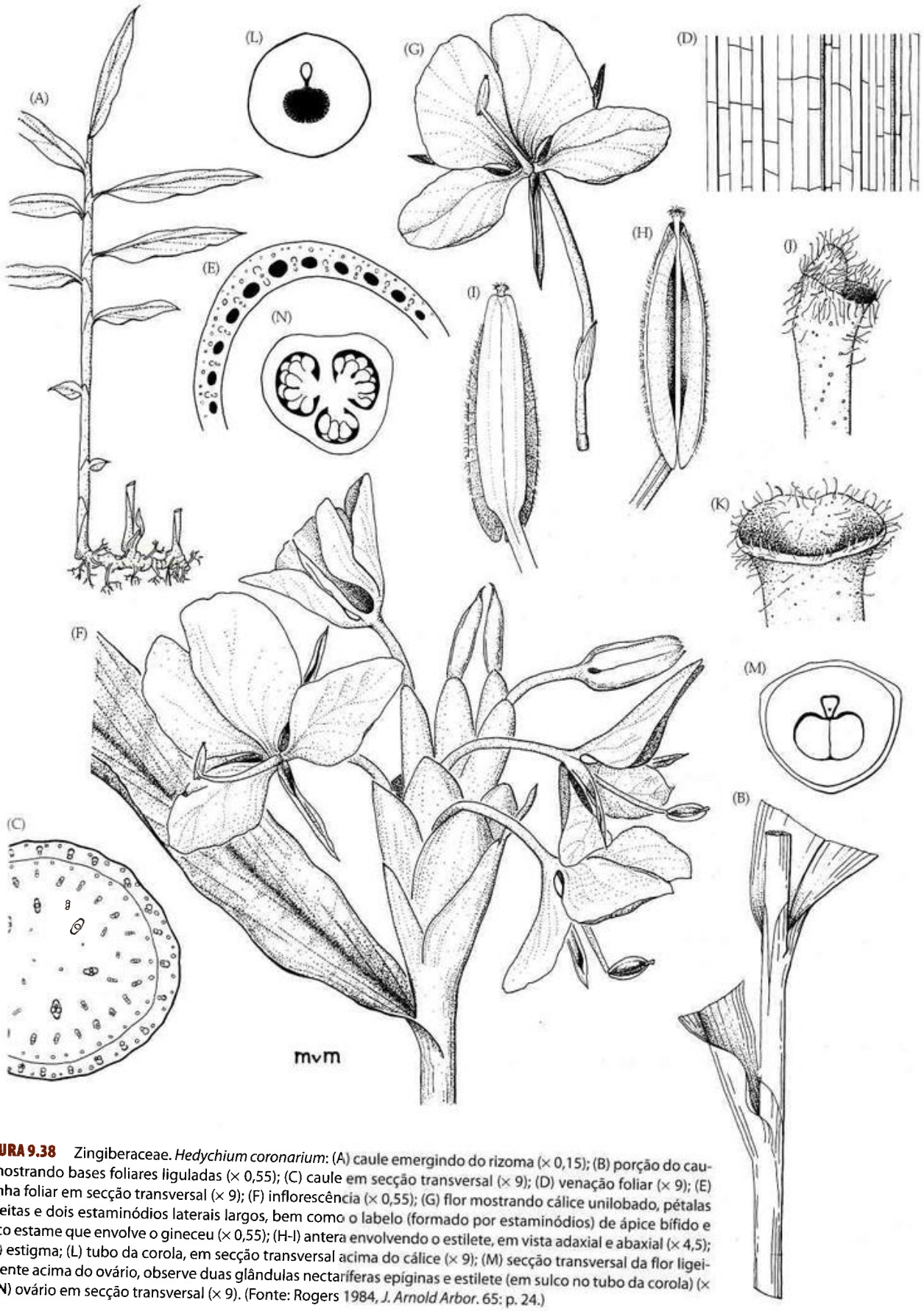


FIGURA 9.38 Zingiberaceae. *Hedychium coronarium*: (A) caule emergindo do rizoma (× 0,15); (B) porção do caule mostrando bases foliares liguladas (× 0,55); (C) caule em secção transversal (× 9); (D) venação foliar (× 9); (E) bainha foliar em secção transversal (× 9); (F) inflorescência (× 0,55); (G) flor mostrando cálice unilobado, pétalas estreitas e dois estaminódios laterais largos, bem como o labelo (formado por estaminódios) de ápice bífido e único estame que envolve o gineceu (× 0,55); (H-I) antera envolvendo o estilete, em vista adaxial e abaxial (× 4,5); (J-K) estigma; (L) tubo da corola, em secção transversal acima do cálice (× 9); (M) secção transversal da flor ligeiramente acima do ovário, observe duas glândulas nectaríferas epíginas e estilete (em sulco no tubo da corola) (× 9); (N) ovário em secção transversal (× 9). (Fonte: Rogers 1984, *J. Arnold Arbor.* 65: p. 24.)

Chave para as Principais Famílias de Zingiberales

1. Estames funcionais, 5 ou raramente 6, e estaminódios ausentes ou inconspícuos; rafídeos ausentes; lâminas foliares tipicamente rasgando-se entre as nervuras secundárias 2
1. Estames funcionais 1 ou ½ e estaminódios conspícuos, vistosos; rafídeos presentes; lâminas foliares geralmente não rasgando entre as nervuras secundárias 4
2. Folhas em arranjo espiralado, o pecíolo (em secção transversal) com 1 fileira de canais de ar; células laticíferas presentes; frutos bagas ou cápsulas carnosas; perianto de tépalas, 5 conatas e 1 do verticilo interno, livre . . . . . **Musaceae**
2. Folhas dísticas, o pecíolo com 2 fileiras de canais de ar, células laticíferas ausentes; frutos cápsulas secas ou esquizocarpos carnosos; perianto de sépalas e pétalas, ou tépalas, mas não como acima 3
3. Óvulos numerosos por lóculo; fruto cápsula; sementes com arilo colorido; flores com cálice e corola, sépalas e pétalas de cores diferentes, pétalas dimórficas . . . . . Strelitziaceae
3. Um óvulo por lóculo; fruto esquizocarpo, dividindo-se em três segmentos drupóides; flores com tépalas, 5 conatas e uma peça do verticilo externo livre . . . . . Heliconiaceae
4. Androceu representado por um único estame funcional; flores de simetria bilateral, sépalas conatas; bainha foliar associada a uma lígula 5
4. Androceu representado por ½ estame funcional; flores assimétricas; sépalas livres; bainha foliar sem lígula 6
5. Folhas dísticas, bainha geralmente aberta; plantas com óleos aromáticos; pelo menos 2 estaminódios conatos, formando um labelo, exina do pólen muito reduzida . . . . . **Zingiberaceae**
5. Folhas espiraladas, bainha fechada (pelo menos inicialmente); plantas sem óleos aromáticos; estaminódios não conatos; pólen com exina bem desenvolvida . . . . . Costaceae
6. Óvulo solitário em um único lóculo ou em cada um dos três lóculos do ovário; folha com pecíolo, com pulvino na parte distal deste; flores em pares especulares, o estilete contido sob pressão por um estaminódio modificado, liberado durante a polinização; fruto não verrucoso . . . . . **Marantaceae**
6. Óvulos ± numerosos em cada um dos 3 lóculos do ovário; folha ± sem pecíolo e pulvino; flores não em pares e não especulares; estilete não contido sob pressão nem liberado durante a polinização; fruto verrucoso . . . . . **Cannaceae**

As flores de Zingiberaceae apresentam cores e formas diversas e são polinizadas por abelhas, mariposas, borboletas e aves. Muitas espécies apresentam polinização cruzada, mas autopolinização e reprodução vegetativa também ocorrem. Aves são os principais agentes dispersores. As cápsulas carnosas geralmente são coloridas, contrastando com as cores brilhantes das sementes ariladas.

Referências adicionais: Burtt e Smith 1972; Dahlgren et al. 1985; Larsen et al. 1998.

Marantaceae R. Brown
(Família da araruta)

Ervas, com caule ereto e rizomas curtos, tuberosos e ricos em amido. Pêlos simples e rodeados por células epidermais infladas. *Folhas* alternas, *geralmente dísticas*, simples, inteiras, pecioladas; **com um pulvino na região distal do pecíolo**, *uma lâmina foliar bem desenvolvida* **que se enrola à noite** *e venação peninérvea* **com nervuras secundárias sigmóides e nervuras transversais igualmente espaçadas**, *invaginantes na base*, lígula ausente; pecíolos com canais de ar, estes separados em segmentos por diafragmas compostos por células de formato estrelado; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, freqüentemente parecendo indeterminadas, terminais. *Flores* bissexuais, *assimétricas*, **mas arranjadas em pares especulares**. *Sépalas 3, livres*, imbricadas. *Pétalas 3, conatas*, imbricadas. *Estame 1, parcialmente fértil e parcialmente estaminodial*; filete conato com os estaminódios e adnato à corola; *antera unilocular (meia-antera; a outra metade expandida e estéril), depositando o pólen sobre o estilete antes da abertura da flor; estaminódios geralmente 3 ou 4, petalóides e de forma e tamanho variados*, basalmente conatos e adnatos à corola, **1 estaminódio do verticilo interno do androceu formando uma estrutura em forma de capuz com 1 ou 2 apêndices (este é o estaminódio cuculado ou em forma de capuz que retém o estilete curvado e sob pressão até que seja liberado durante a visita do polinizador), o segundo estaminódio do verticilo interno do androceu formando uma estrutura calosa-engrossada, "o estaminódio caloso", que freqüentemente serve de plataforma de pouso para insetos polinizadores e ajuda a reter o estaminódio em forma de capuz**, e 1 ou 2 estaminódios do verticilo externo do androceu ± petalóides; grãos de pólen sem aberturas, exina muito reduzida. Carpelos 3, conatos, *ovário ínfero*, com placentação axial, mas dois carpelos freqüentemente

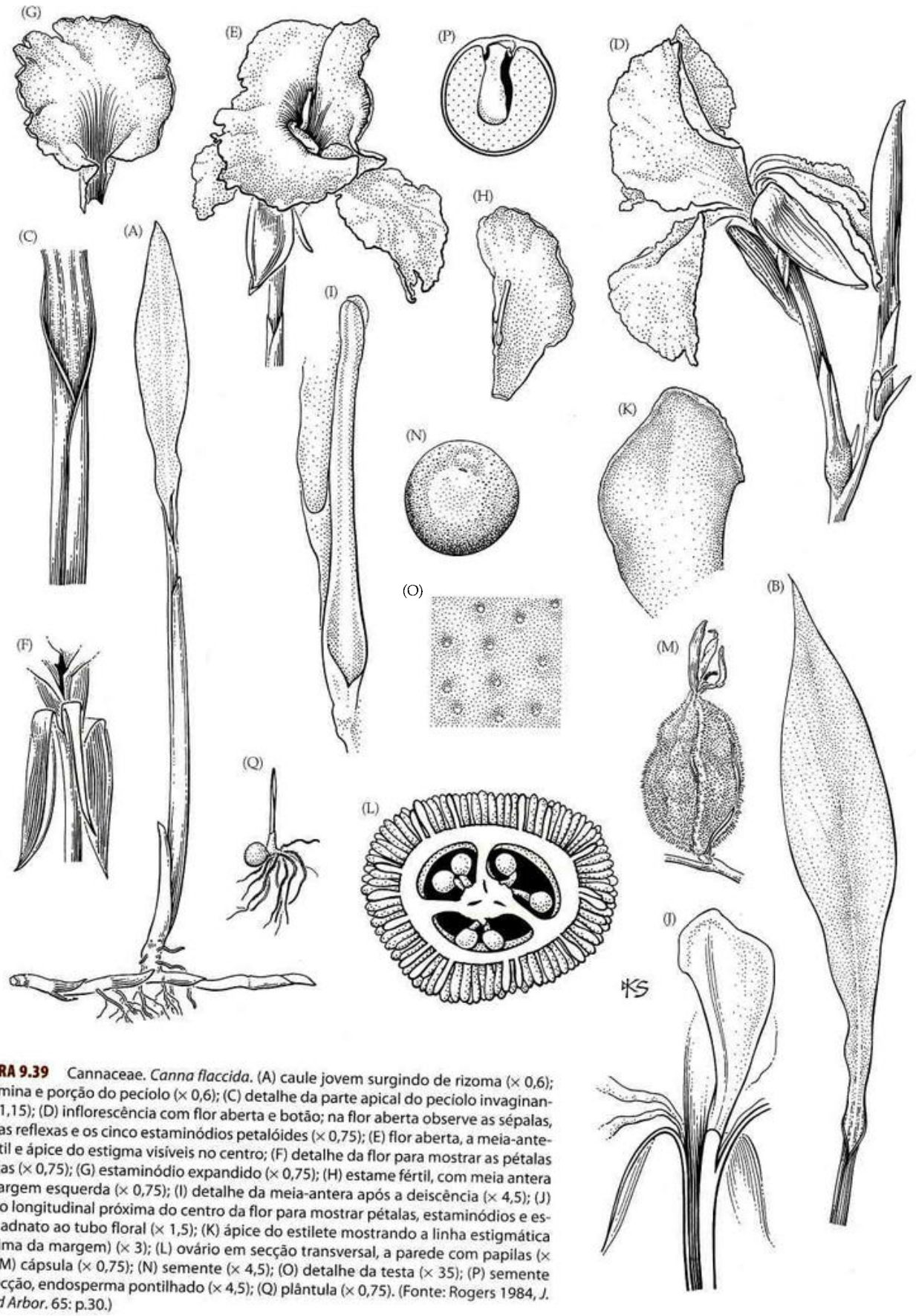


FIGURA 9.39 Cannaceae. *Canna flaccida*. (A) caule jovem surgindo de rizoma (× 0,6); (B) lâmina e porção do pecíolo (× 0,6); (C) detalhe da parte apical do pecíolo invaginante (× 1,15); (D) inflorescência com flor aberta e botão; na flor aberta observe as sépalas, pétalas reflexas e os cinco estaminódios petalóides (× 0,75); (E) flor aberta, a meia-antera fértil e ápice do estigma visíveis no centro; (F) detalhe da flor para mostrar as pétalas reflexas (× 0,75); (G) estaminódio expandido (× 0,75); (H) estame fértil, com meia antera na margem esquerda (× 0,75); (I) detalhe da meia-antera após a deiscência (× 4,5); (J) secção longitudinal próxima do centro da flor para mostrar pétalas, estaminódios e estilete adnato ao tubo floral (× 1,5); (K) ápice do estilete mostrando a linha estigmática (próxima da margem) (× 3); (L) ovário em secção transversal, a parede com papilas (× 7,5); (M) cápsula (× 0,75); (N) semente (× 4,5); (O) detalhe da testa (× 35); (P) semente em secção, endosperma pontilhado (× 4,5); (Q) plântula (× 0,75). (Fonte: Rogers 1984, *J. Arnold Arbor.* 65: p.30.)

estéreis e ± reduzidos; **estilete curvado, mantido sob tensão pelo estaminódio em forma de capuz que, quando contatado por um inseto, libera o estilete, que elasticamente se curva para baixo, contatando o pólen exposto no corpo do inseto e sujando este com pólen da própria flor (retido em uma cavidade abaixo do estigma)**; 1 estigma, em uma depressão entre o ápice 3-lobado do estilete. **Óvulos 1 por lóculo, ou solitários no único carpelo funcional**. Nectários nos septos do ovário. *Fruto cápsula loculicida ou baga*; sementes geralmente ariladas; embrião geralmente curvo; presença de endosperma e perisperma.

Fórmula floral:

$, K3, C(3), A1• ou 2•+2• +(1/2 + 1/2•), G(3); cápsula, baga

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais. A maioria ocorre nas margens de florestas pluviosas, clareiras ou brejos.

Gêneros/espécies: 30/450. ***Principais gêneros:*** *Calathea* (250 spp.). A família está representada nos Estados Unidos apenas por *Thalia* (nativo) e *Maranta* (ocasionalmente naturalizado).

Importância econômica e produtos: nas Índias Orientais, o amido da araruta é obtido dos rizomas de *Maranta arundinacea*. *Calathea*, *Ctenanthe*, *Maranta* e *Thalia* são cultivadas como plantas ornamentais, devido às suas folhas decorativas.

Discussão: a monofilia de Marantaceae é sustentada por DNA e morfologia (Kress 1990, 1995; Smith et al. 1993). As relações filogenéticas dentro da família são pouco compreendidas, mas têm sido recentemente investigadas, com base em morfologia e seqüências de DNA (Anderson e Chase 2001; Prince e Kress 2006). Tradicionalmente, os gêneros com um carpelo funcional (p. ex., *Ischnosiphon*, *Maranta* e *Thalia*) têm sido incluídos em Maranteae, enquanto gêneros com ovários 3-loculares (p. ex., *Calathea* e *Marantochloa*) foram incluídos em Phrynieae. No entanto, ambas as tribos são polifiléticas. *Sarcophrynium* e *taxa* afins são o grupo-irmão do resto da família e apresentam um único apêndice bilobado no estaminódio em forma de capuz.

As complexas flores de Marantaceae apresentam principalmente polinização cruzada e são polinizadas por abelhas; o néctar é oferecido como recompensa floral. Os arilos, muitas vezes associados com as sementes de Marantaceae, geralmente são coloridos e contêm depósitos de lipídeos, o que sugere dispersão por aves ou formigas. Os frutos de *Thalia* são dispersos pela água.

Algumas Marantaceae apresentam folhas com faces abaxiais de coloração vermelho-escura, uma possível adaptação para um uso mais eficiente da luz nos ambientes sombreados de sub-bosque onde geralmente crescem.

Referências adicionais: Andersson 1981,1998; Classen-Bockhoff 1991; Kennedy 2000; Rogers 1984.

Cannaceae A. L. de Jussieu
(Família do biri-silvestre)

Ervas rizomatosas; **canais de mucilagem presentes nos rizomas e caules eretos**. Plantas glabras. Folhas alternas, dísticas a espiraladas, simples, inteiras, pecíolo ± ausente, com lâmina foliar bem desenvolvida, esta última apresentando uma nervura mediana com canais de ar, com venação peninérvea, invaginantes na base, lígula, pulvino e estípulas ausentes. Inflorescências determinadas ou indeterminadas, terminais, o eixo principal triangular em secção transversal, com brácteas trísticas, cada bráctea geralmente associada com cimas reduzidas, com 1 ou 2 flores. Flores bissexuais, assimétricas, freqüentemente durando apenas 1 dia. Sépalas 3, livres, imbricadas. Pétalas 3, conatas, imbricadas. Estame 1; filete conato com os estaminódios e adnato à corola; antera unilocular (isto é, uma meia-antera, a outra metade expandida e estéril); estaminódios 3 ou 4, petalóides, 1 maior do que os outros e recurvado, todos basalmente conatos e adnatos à corola; grãos de pólen sem aberturas, exina muito reduzida. Carpelos 3, conatos; ovário ínfero, **externamente papiloso**, com placentação axial; **estilete ± achatado e petalóide**; estigma, 1, estendendo-se ao longo de um lado do estilete. Óvulos ± numerosos em cada lóculo. Nectários nos septos do ovário. **Fruto cápsula verrucosa**, com deiscência geralmente irregular por desintegração da parede do fruto; sementes esféricas, pretas, associadas com um tufo de pêlos (arilo modificado); presença de endosperma e perisperma (Figura 9.39).

Fórmula floral:

$, K3, C(3), A1• ou 2•+ 2• +(1/2 + 1/2•), G(3); cápsula verrucosa

Distribuição e ecologia: regiões tropicais e subtropicais das Américas, algumas espécies estão naturalizadas no Velho Mundo; plantas de ambientes úmidos de florestas tropicais, ao longo de rios ou em áreas brejosas.

Gênero/espécies: 1/19. ***Gênero:*** *Canna*. A família está representada nos Estados Unidos por algumas poucas espécies de *Canna*.

Importância econômica e produtos: os rizomas de *Canna edulis* são fonte de amido. Muitas espécies e vários híbridos (p. ex., *Canna* x *generalis*) são cultivados como ornamentais.

Discussão: a monofilia de Cannaceae tem sido sustentada por morfologia e DNA (Kress 1990, 1995; Smith et al. 1993).

O pólen é depositado no estilete antes da abertura da flor, diretamente sobre o estigma ou ligeiramente abaixo dele. A maioria das espécies é autógama. A biologia da polinização tem sido pobremente estudada, mas abelhas, borboletas, mariposas e aves à procura de néctar devem ser os polinizadores mais freqüentes. As sementes são duradouras e dispersas pela água.

Referências adicionais: Kubitzki 1998c; Rogers 1984.

EUDICOTILEDÔNEAS (TRICOLPADAS)

Este grande grupo é considerado monofilético com base no pólen tricolpado (ou tipos derivados deste) bem como em caracteres de seqüências de nucleotídeos de DNA (Chase et al. 1993; Hilu et at. 2003; Hoot et al. 1999; Judd e Olmstead 2004; Kim et al. 2004; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 1997, 1998, 2000, 2003, 2005; Zanis et al. 2003). O clado também é caracterizado pelas flores cíclicas, isto é, as peças estão arranjadas em verticilos, com as peças individuais dos verticilos alternando-se. A presença de verticilos periânticos internos e externos (cálice e corola) pode ser uma sinapomorfia adicional, mesmo que homoplásica. Os filetes dos estames geralmente são finos e portam anteras bem diferenciadas. A maioria dos integrantes deste grupo apresenta plastídios dos elementos crivados com grãos de amido (tipo-S). Os principais clados das tricolpadas são mostrados nas Figuras 9.3 e 9.4.

Ranunculales

Ranunculales é hipoteticamente monofilética com base em seqüências de *rcbL, atpB, matK*, 18S, e 26S rDNA (Chase et al. 1993, Drinnan et al. 1994; Hilu et at. 2003; Hoot e Crane 1995; Hoot et al. 1999; Källersjö et al. 1998; Kim et al. 2004; Loconte et al. 1995; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 1997, 1998, 2000). A presença de alcalóides dos tipos berberina e morfina, assim como lenho com as bordas das pontoações das fibras reduzidas, também devem ser sinapomorfias. A ordem consiste em 7 famílias e cerca de 3.490 espécies; as principais famílias são **Menispermaceae, Berberidaceae, Ranunculaceae e Papaveraceae**. Essas famílias têm sido tradicionalmente associadas devido ao hábito predominantemente herbáceo; às folhas serreadas a lobadas ou até compostas; à presença de alcalóides, do tipo benzil isoquinolínico; às flores hipóginas geralmente com as peças livres e em geral com muitos estames; e às sementes com embriões pequenos e endosperma copioso (Cronquist 1981; Thorne 1974, 1992). O grupo tem sido freqüentemente associado com as magnolídeas (p. ex., Magnoliales, Laurales e Canellales: Cronquist 1968, 1981, 1988; Dahlgren 1983; Takhtajan 1969, 1980, 1997; Thorne 1974, 1992), mas caracteres morfológicos (Donoghue e Doyle 1989; Doyle et al. 1994) e seqüências de DNA (ver Judd e Olmstead 2004) indicam que Ranunculales é o grupo-irmão do resto do clado tricolpado.

Eupteleaceae (lenhosa) e Papaveraceae (principalmente herbácea) devem ser sucessivamente grupos-irmãos das demais famílias (Hoot e Crane 1995; Kim et al. 2004; Soltis et al. 2000; Thorne 1974) (Figura 9.40). Papaveraceae difere das outras famílias da ordem pelo gineceu sincárpico, pelo fruto capsular, pelas sépalas rapidamente decíduas e pela presença de laticíferos e látex colorido, ou de células especializadas com secreção clara e mucilaginosa. Tais caracteres, junto com a presença de sementes ariladas, provavelmente são sinapomórficos (ou evoluíram muito cedo na família). Sinapomorfias morfológicas para o clado que compreende Berberidaceae, Menispermaceae e Ranunculaceae não são facilmente reconhecíveis; no entanto, a monofilia desse grupo é sustentada por seqüências de *rbcL, atpB* e 18S (Chase et al. 1993; Drinnan et al. 1994; Hoot e Crane 1995; Hoot et al. 1999; Soltis et al. 2000). Vários arranjos alternativos têm sido

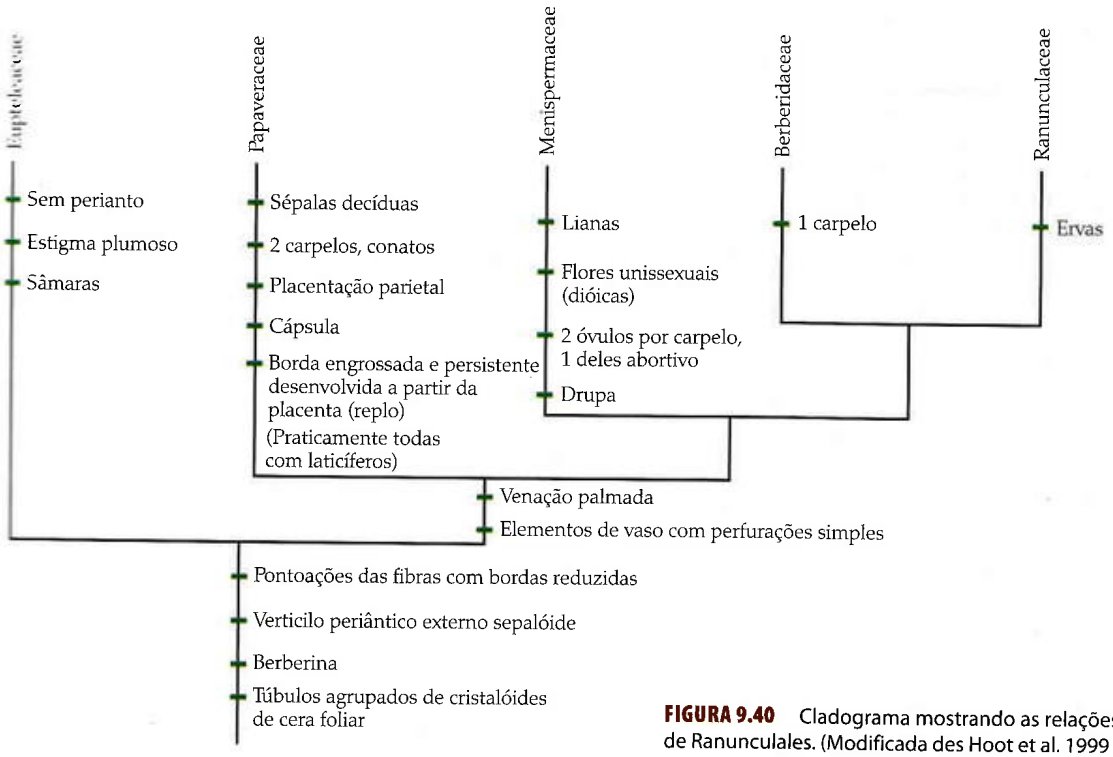


FIGURA 9.40 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Ranunculales. (Modificada des Hoot et al. 1999 e Soltis et al. 2000.)

Chave para as Principais Famílias de Ranunculales

1. Gineceu com 2 a muitos carpelos conatos, ovário com 1 lóculo e placentas parietais; plantas latescentes, látex branco ou colorido . . . . . **Papaveraceae**
1. Gineceu com 1 a muitos carpelos livres, cada ovário com placenta lateral a ± basal; frutos bagas, folículos ou aquênios; plantas não latescentes 2
2. Flores geralmente bissexuais; plantas na maioria ervas ou arbustos, raramente lianas; frutos aquênio, folículos ou bagas 3
2. Flores geralmente unissexuais; plantas geralmente lianas; frutos drupas . . . . . **Menispermaceae**
3. Carpelos solitários; estames opostos às pétalas em número igual ou o dobro destas; anteras normalmente deiscentes por 2 valvas; perianto 3-mero; frutos em geral carnosos, bagas . . . . . **Berberidaceae**
3. Carpelos geralmente numerosos; estames numerosos em arranjo espiralado; anteras discentes por 2 fendas longitudinais; perianto em geral não trímero; frutos geralmente secos, aquênios ou folículos . . . . . **Ranunculaceae**

propostos para esses grupos (ver Drinnan et al. 1994; Hoot e Crane 1995; Loconte e Estes 1989; Loconte e Stevenson 1991; Loconte et al. 1995). Berberidaceae, aparentemente, é o grupo-irmão de Ranunculaceae, como sustentado por seqüências de nucleotídeos (Hoot e Crane 1995; Hoot et al. 1999; Kim e Jansen 1995) e por semelhanças na forma da flor (Endress 1995).

Referência adicional: Endress and Igersheim 1999.

Menispermaceae A. L. de Jussieu
(Família da orelha-de-onça)

Lianas ou, menos freqüentemente, arbustos ou arvoretas; caules jovens com anel de feixes vasculares separados por largos raios parenquimatosos, *caules mais velhos freqüentemente com crescimento secundário anômalo (sucessivos anéis de xilema e floema) e achatados*; com alcalóides variados (incluindo do tipo benzil isoquinolínico) e venenosos, e sesquiterpenos e diterpenos muito amargos. Pêlos simples, às vezes glandulares. *Folhas alternas e espiraladas, em geral simples e inteiras, ocasionalmente lobadas ou palmado-composta, geralmente com venação palmada, com freqüência* **com pulvinos proximais e distais**, *muitas vezes peltadas ou quase peltadas*; estípulas ausentes. Inflorescências geralmente determinadas, axilares. **Flores unissexuais (plantas geralmente dióicas)**, radiais, *com perianto 3-mero*. Sépalas geralmente 6, livres, imbricadas ou valvadas. Pétalas geralmente 6, livres ou conatas, imbricadas. Estames (3-) 6 a numerosos, às vezes representados por estaminódios nas flores carpeladas; filetes livres ou conatos; grãos de pólen em geral tricolpados, tricolporados ou variadamente porados. *Carpelos (1-) 3-6* (-numerosos), livres, com freqüência sobre um ginóforo; ovários súperos, com placentação lateral; estigmas variados, sobre estilete muito curto. **Óvulos 2, mas um deles abortivo**, às vezes com megasporângio de parede fina. Nectários ausentes. **Fruto agregado de drupas**, o estilete às vezes quase basal devido ao desenvolvimento assimétrico, *com endocarpo ± curvo, variadamente esculpido, em geral comprimido na lateral; sementes curvas; embrião geralmente curvado*; endosperma às vezes ruminado, às vezes ausente (Figura 9.41).

Fórmula floral:

Flor estaminada: * K6, C(6), A (6–∞), G0

Flor carpelada: * K6, C(6), A (6–∞), G3–6, drupas

Distribuição: praticamente pantropical com poucos gêneros se estendendo para regiões temperadas; o grupo é característico em florestas tropicais úmidas baixas.

Gêneros/espécies: 71/450. ***Principais gêneros:*** *Abuta* (35 spp.), *Cyclea* (30), *Stephania* (30), *Tinospora* (25) e *Cissampelos* (20). A família é representada nos Estados Unidos e no Canadá por *Calycocarpum, Cocculus, Menispermum* e *Cissampelos*.

Importância econômica e produtos: muitas espécies são usadas na medicina ou como venenos, e a casca de muitos gêneros (incluindo *Chondrodendron*; Prancha 9.6A) é utilizada no preparo do curare, um veneno para flechas usado por algumas tribos indígenas da América do Sul, e na medicina como relaxante muscular. Algumas poucas espécies de *Cocculus* e *Menispermum* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia de Menispermaceae é sustentada por muitos caracteres morfológicos (ver descrição). A família é o grupo-irmão de Ranunculaceae e Berberidaceae (Hoot e Crane 1995). Lardizabalaceae também está constituída por lianas (p. ex., *Akebia*, uma planta ocasionalmente cultivada como ornamental), mas difere de Menispermaceae por apresentar folhas compostas, muitos óvulos por carpelo e folículos carnosos ou bagas. A dioecia evoluiu independentemente nestas duas famílias.

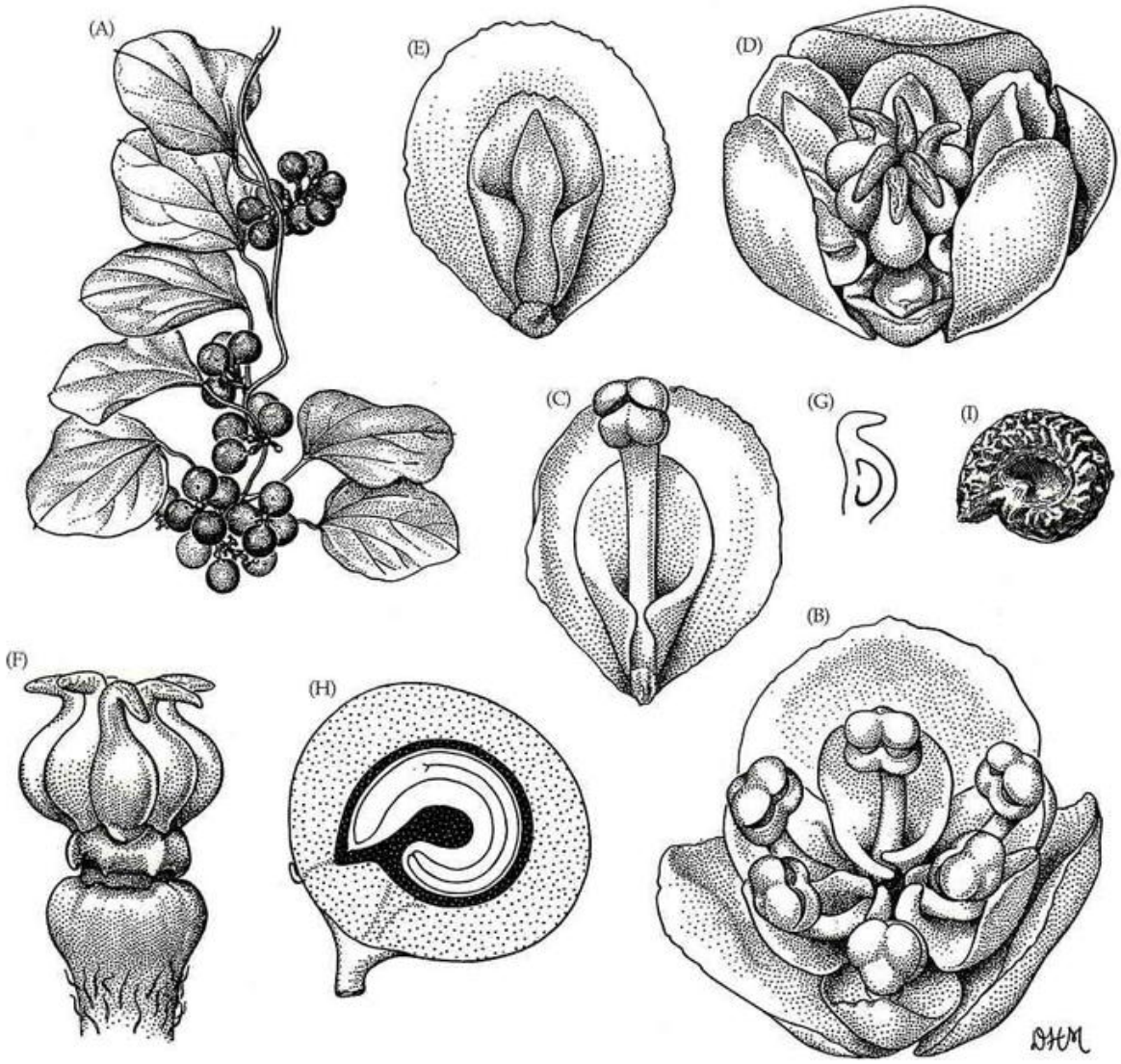


FIGURA 9.41 Menispermaceae. *Cocculus carolinus*: (A) ramo pêndulo com frutos (× 0,6); (B) flor estaminada, mostrando sépalas internas, duas séries de pétalas e estames, as sépalas externas não estão visíveis (× 18); (C) sépala interna circundando pétala e estame (× 18); (D) flor carpelada, com uma sépala externa removida para mostrar as sépalas internas, duas séries de pétalas, estaminódios e carpelos (× 18); (E) sépala interna circundando pétala e estaminódio (× 18); (F) gineceu, os carpelos com estigmas reflexos (× 18); (G) secção longitudinal do carpelo (× 12); (H) secção longitudinal do fruto mostrando embrião curvo envolto por endosperma (em branco), endocarpo duro (em cor escura) e parede do fruto carnosa (× 4,8); (I) endocarpo (× 3,6). (Fonte: Ernst 1964, *J. Arnold Arbor.* 45:p. 31.)

As relações dentro de Menispermaceae não estão claras, mas o clado geralmente é dividido em 5-8 tribos com base em caracteres de fruto e semente (presença ou ausência de endosperma, endosperma ruminado ou homogêneo; forma do embrião; forma e ornamentação do endocarpo).

A polinização não tem sido estudada, mas provavelmente é efetuada por pequenos insetos. Os frutos carnosos são pretos, azuis, púrpuros ou vermelhos, de tamanho pequeno a grande, e presume-se que sejam dispersos por aves e mamíferos.

Referências adicionais: Ernst 1964; Kessler 1993b; Loconte et al. 1995; Mennega 1982; Thanikaimoni 1986.

Ranunculaceae A. L. de Jussieu
(Família da esporinha)

Ervas, arbustos ou ocasionalmente lianas; caules com feixes vasculares freqüentemente dispostos em muitos anéis concêntricos ou ± esparsos; em geral com alcalóides ou ranunculina (um glicosídeo de lactona); freqüentemente com saponinas triterpenóides. Pêlos geralmente simples. *Folhas em geral alternas e espiraladas*, ocasionalmente opostas, *simples, às vezes lobadas ou partidas a compostas, em geral serreadas, dentadas ou crenadas*, com venação peninérvea a ocasionalmente palmada; *estípulas geralmente ausentes*. Inflorescências deter-

minadas, às vezes parecendo indeterminadas ou reduzidas a uma flor solitária, terminais. Flores geralmente bissexuais, radiais a ocasionalmente bilaterais, com receptáculo curto a alongado. *Flor geralmente não trímera. Tépalas 4 a numerosas, livres* e imbricadas; *ou perianto diferenciado em cálice e corola, neste caso sépalas, geralmente 5, livres, imbricadas e decíduas, e pétalas, geralmente 5, livres, imbricadas, freqüentemente com um região basal secretora de néctar* ou somente pequenas glândulas nectaríferas, provavelmente derivadas de estaminódios. **Estames numerosos**; filetes livres; *anteras deiscentes por fendas longitudinais*; grãos de pólen tricolpados (ou ± modificados). *Carpelos em geral 5 a numerosos*, ocasionalmente reduzidos a 1, *em geral livres*; ovários súperos, geralmente com placentação lateral; estigmas terminais ou estendendo-se ao longo de um dos lados do estilete. Óvulos 1 a numerosos por carpelo. *Fruto geralmente agregado de folículos ou aquênios, ocasionalmente baga* (Figura 9.42).

Fórmula floral:

* ou X, T-4–∞- ou K5, C5, A∞, G1–∞; folículos, aquênios, bagas

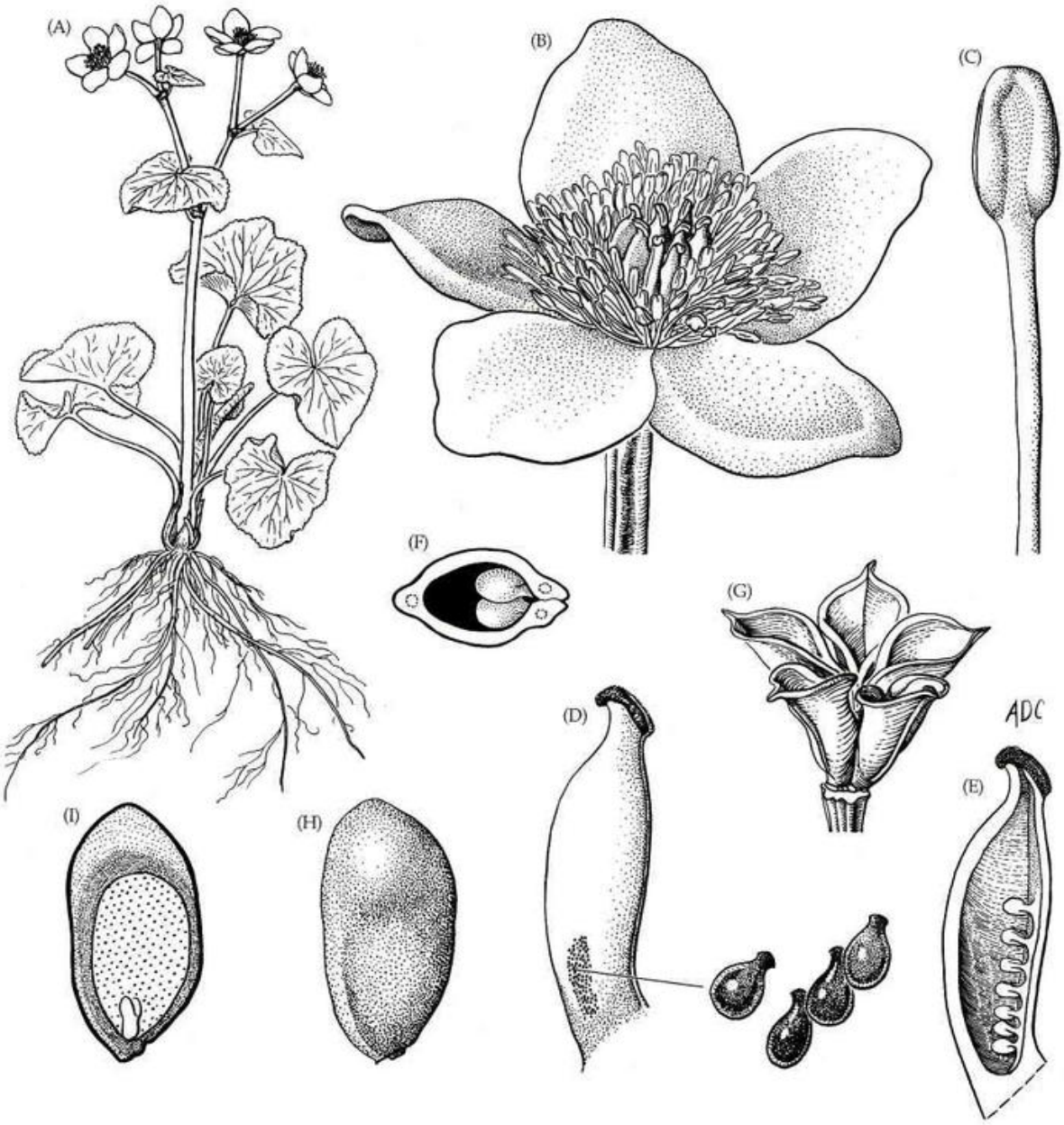
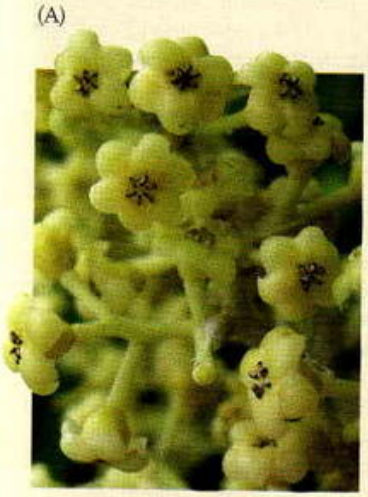


FIGURA 9.42 Ranunculaceae. *Caltha palustris*: (A) planta florida (× 0,5); (B) flor (× 3); (C) estame (× 12); (D) carpelo em vista lateral, com detalhe das glândulas nectaríferas na base (× 10); (E) carpelo em secção longitudinal (× 10); (F) carpelo em secção transversal (× 15); (G) folículos de uma flor com cinco carpelos (× 2); (H) semente (× 20); (I) semente em secção longitudinal, observe a testa esponjosa, endosperma (pontilhado), e embrião diminuto (× 20). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 29.)

(A)



Ranunculales: Menispermaceae
Chondrodendron tomentosum: flores

(B)

Ranunculales: Berberidaceae
Jeffersonia diphylla: flor jovem

(C)

Proteales: Platanaceae
Platanus occidentalis:
ramo com inflorescências

(D)

Ranunculales: Papaveraceae
Argemone albiflora: flores

A. albiflora: fruto jovem

(E)

Proteales: Proteaceae
Grevillea robusta: folhas e flores

(F)

Ranunculales: Ranunculaceae
Ranunculus ficaria: flor

(G)

Ranunculales: Papaveraceae
Dicentra spectabilis: flores

PRANCHA 9.6 Eudicotiledôneas:
Ranunculales e Proteales

Distribuição: amplamente distribuída, mas especialmente característica de regiões temperadas e boreais do Hemisfério Norte.

Gêneros/espécies: 47/2.000. ***Principais gêneros:*** *Ranunculus* (400 spp.), *Aconitum* (250), *Clematis* (250), *Delphinium* (250), *Anemone* (150) e *Thalictrum* (100). Além dos gêneros supracitados, *Actaea, Aquilegia, Caltha, Coptis, Hydrastis, Isopyrum, Myosurus, Trollius* e *Xanthorhiza* também ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: a principal importância da família decorre de suas numerosas espécies de ervas ornamentais, distribuídas nos gêneros *Anemone, Aconitum, Actaea, Aquilegia* (columbina), *Caltha, Clematis, Delphinium* (esporinha), *Helleborus, Ranunculus, Thalictrum* e *Trollius*. Muitos gêneros são altamente venenosos.

Discussão: a monofilia desse grupo é sustentada por morfologia e seqüência de nucleotídeos (Drinnan et al. 1994; Hoot e Crane 1995; Hoot 1995; Jensen et al. 1995; Loconte e Estes 1989; Wang et al. 2005). *Hydrastis* apresenta flores trímeras, elementos de vaso com perfurações escalariformes, óvulos com micrópila definida por dois tegumentos e folículos carnosos; caracteres de seqüências e sítios de restrição de cpDNA também sustentam a posição deste gênero, junto com *Glaucidium*, como grupo-irmão dos demais componentes da família (Hoot 1995; Johansson e Jansen 1993). Os demais gêneros de Ranunculaceae devem formar um clado sustentado pela presença de elementos de vaso com perfurações simples, flores 4- ou 5-meras, e frutos secos. Um grande clado (Ranunculoideae) é sustentado pelas sinapormorfias de cromossomos grandes, estômatos maiores que 35 µm, número cromossômico 8 e caracteres de nucleotídeos (Hoot 1991, 1995). Além disso, o alcalóide berberina não tem sido reportado para esse clado, e sua perda deve ser sinapomórfica. *Clematis, Ranunculus, Trautvetteria* e *Anemone* provavelmente formam um subclado sustentado pelas sinapomorfias de presença de aquênios, presença de ranunculina e dados de seqüências de DNA (Hoot 1991, 1995; Johansson 1995; Johansson e Jansen 1993). Um segundo subclado, incluindo *Actaea, Caltha, Helleborus, Trollius, Nigella, Aconitum* e *Delphinium*, pode ser diagnosticado com base nas tépalas petalóides, no entanto esse agrupamento não é sustentado por seqüências de nucleotídeos (Hoot 1991, 1995). Os gêneros restantes – *Xanthorhiza, Coptis, Aquilegia, Talictrum* e *Isopyrum* – constituem "Thalictroideae", que é parafilética e compreende as linhagens que divergiram primeiro dentre as Ranunculaceae (junco com *Hydrastis* e *Glaucidium*). Esses gêneros retêm plesiomorfias – presença de berberina, rizomas amarelos e rastejantes, pêlos curtos com paredes finas e cromossomos pequenos – que também são encontradas em Berberidaceae. Seqüências de nucleotídeos sugerem que *Coptis* e *Xanthorhiza* formam um clado que é grupo-irmão do clado que contém os demais gêneros de "Thalictroideae" + Ranunculoideae (Hoot 1995; Johansson e Jansen 1993; Wang et al. 2005).

A redução do número de óvulos por carpelo e a evolução de aquênios têm ocorrido muitas vezes dentro de Ranunculaceae; estaminódios petalóides também evoluíram mais de uma vez, como sugerido por evidências morfológicas, anatômicas e ontogenéticas (Hoot 1995). O hábito lenhoso provavelmente é secundário dentro da família.

A ampla variedade de estruturas florais em Ranunculaceae está associada com a grande diversidade de síndromes de polinização. A maioria das espécies é polinizada por insetos, embora algumas espécies de *Thalictrum* sejam polinizadas pelo vento. *Anemone* e *Clematis* não produzem néctar e são polinizados por insetos à procura de pólen. Em contraste, *Ranunculus, Delphinium* e *Aquilegia* apresentam pétalas modificadas que secretam néctar (às vezes em formato de esporões; ver Prancha 9.6F) e suas flores são visitadas por insetos à procura de néctar ou por beija-flores. *Caltha* apresenta glândulas de néctar na base dos carpelos e é polinizada por abelhas. *Trollius europaeus* é exclusivamente polinizada por moscas do gênero *Chiastochaeta* que entram nas flores (que nunca abrem) para se alimentar de pólen ou néctar e copular; as fêmeas ovipõem nas flores e as larvas se alimentam das sementes em desenvolvimento.

Os mecanismos de dispersão são variados. Os aquênios de *Clematis* apresentam estiletes persistentes, longos e pilosos, e são dispersos pelo vento. Os aquênios de *Ranunculus* apresentam tubérculos ou ganchos que promovem transporte externo por animais. As pequenas sementes das espécies com folículos devem ser dispersas pelo vento ou pela água, e algumas (p. ex., *Helleborus*) são secundariamente dispersas por formigas. As bagas de algumas espécies de *Actaea* são principalmente dispersas por aves.

Berberidaceae A.L. de Jussieu
(Família do espinho-de-são-joão)

Ervas ou *arbustos*; caule com feixes vasculares às vezes ± esparsos; em geral com alcalóides, *a madeira geralmente é amarelada devido à berberina* (um alcalóide isoquinolínico). Pêlos simples. *Folhas geralmente alternas e espiraladas* (opostas em *Podophyllum*), *simples, às vezes lobadas ou partidas a compostas*, às vezes reduzidas e unifolioladas (algumas espécies de *Berberis*), inteiras a serreadas ou serreado-espinhosas, às vezes reduzidas a espinhos, com venação peninérvea a palmada; estípulas ausentes ou presentes. Inflorescências variadas. Flores bissexuais, radiais, com *perianto geralmente 3-mero*. Sépalas geralmente 6 (ocasionalmente 4), livres, imbricadas. *Pétalas externas 6* (ocasionalmente 4), *livres, imbricadas, sem glândulas de néctar*, às vezes ausentes; *pétalas internas (provavelmente estames petalóides), geralmente 6, com secreção de néctar*, vistosas ou representadas apenas por pequenas escamas, às vezes ausentes. *Estames* 4 a numerosos, mas com *mais freqüência 6, geralmente opostos às pétalas*; filetes geralmente livres; *anteras deiscentes por 2 valvas que abrem desde a base* (fendas longitudinais em *Nandina* e *Podophyllum*); grãos de pólen tricolpados (ou modificados). **Um carpelo**; ovário súpero, com placentação lateral a basal; estigma capitado a 3-lobado. Óvulos geralmente numerosos, às vezes reduzidos a 1. *Fruto geralmente baga*, às vezes ± deiscente; sementes freqüentemente ariladas (Figura 9.43).

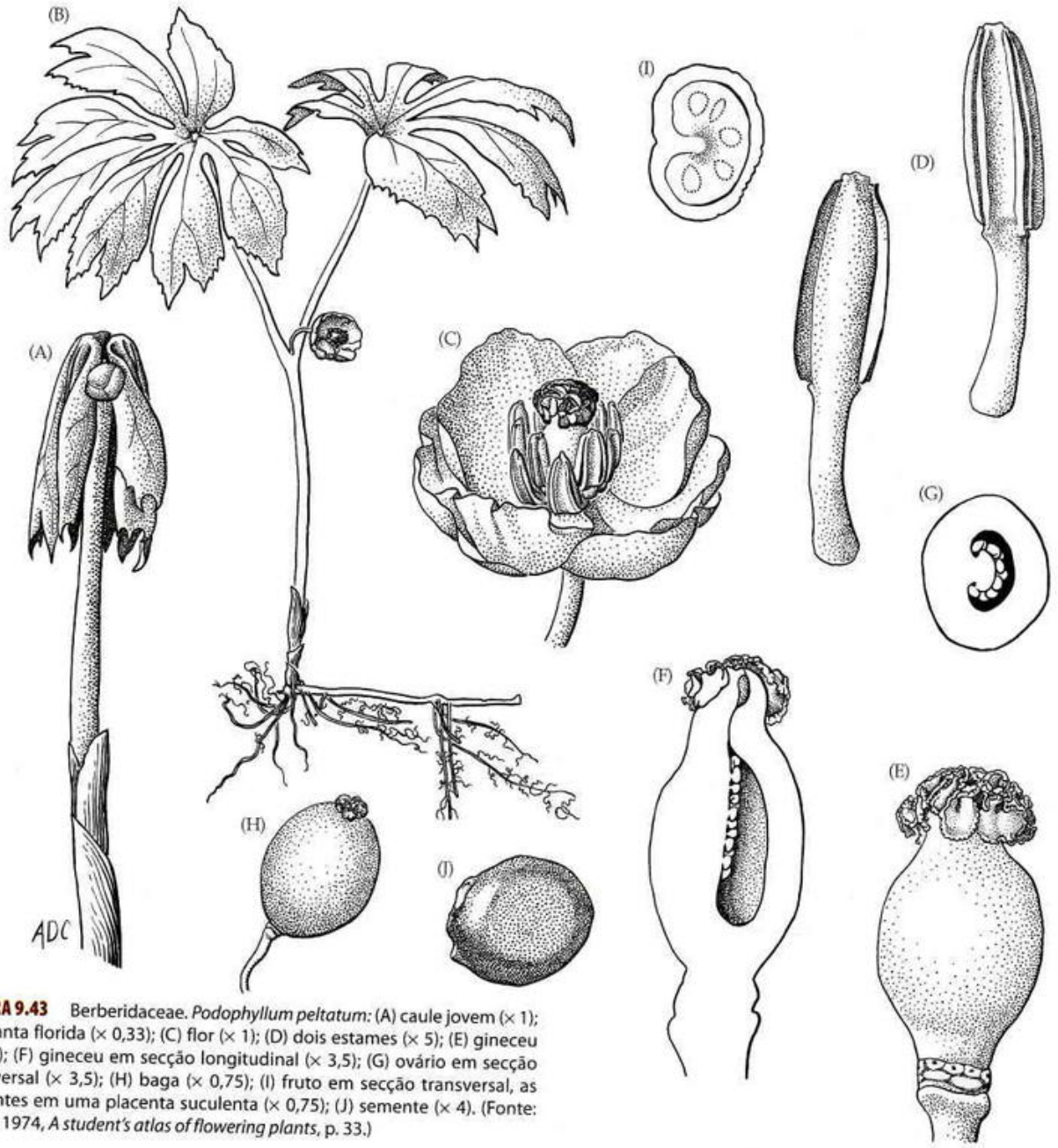


FIGURA 9.43 Berberidaceae. *Podophyllum peltatum:* (A) caule jovem (× 1); (B) planta florida (× 0,33); (C) flor (× 1); (D) dois estames (× 5); (E) gineceu (× 3,5); (F) gineceu em secção longitudinal (× 3,5); (G) ovário em secção transversal (× 3,5); (H) baga (× 0,75); (I) fruto em secção transversal, as sementes em uma placenta suculenta (× 0,75); (J) semente (× 4). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 33.)

Fórmula floral:

*, K4–6, C4–6, A4–6• + 4–∞, G1; baga

Distribuição: amplamente distribuída, especialmente em regiões temperadas do Hemisfério Norte e nos Andes, na América do Sul.

Gêneros/espécies: 15/650. ***Principal gênero:*** *Berberis* (600 spp.). *Achlys, Berberis, Caulophyllum, Diphylleia, Jeffersonia, Nandina, Podophyllum* e *Vancouveria* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: gêneros como *Berberis* (espinho-de-são-joão) e *Nandina* são cultivados como plantas ornamentais. Muitas espécies são extremamente venenosas.

Discussão: a monofilia de Berberidaceae é sustentada por morfologia e por análises baseadas em DNA (Hoot e Crane 1995; Loconte 1993; Loconte e Estes 1989; Loconte et al. 1994). *Nandina* (em Nandinoideae) é o grupo-irmão dos de-

mais membros da família (Berberidoideae), que apresentam em comum o hábito herbáceo e as anteras que são deiscentes por duas valvas. Muitos clados podem ser reconhecidos dentro de Berberidoideae (Kim e Jansen 1998a; Loconte e Estes 1989; Meacham 1980). *Leontice*, *Gymnospermum* e *Caulophyllum* são característicos por suas pétalas (estaminódios) flabeliformes e secretoras de néctar, pelo pólen com ornamentação reticulada, pela placentação basal e pelo número cromossômico básico 8. Os demais gêneros de Berberidoideae formam um clado sustentado pela presença de carpelos com muitos óvulos. Dentro desse clado, um grupo contendo *Ranzania* e *Berberis* pode ser diagnosticado pela presença de pétalas internas com pares de glândulas basais, pelos estames sensitivos e pelo número cromossômico básico 7. *Berberis* apresenta as seguintes apomorfias: hábito lenhoso secundário, folhas com dentes espinhosos, aberturas irregulares do pólen, placentação basal e embrião grande; algumas espécies desse gênero, freqüentemente segregadas como *Mahonia*, apresentam folhas pinado-compostas. *Podophyllum*, *Diphylleia* e *taxa* afins formam um clado sustentado pela presença de caules com feixes vasculares esparsos e folhas simples com as nervuras terminando no dente da folha. Finalmente, *Epimedium*, *Vancouveria*, *Jeffersonia* e *taxa* afins devem formar um grupo monofilético sustentado pelas folhas dispostas em roseta basal e pelos frutos que são deiscentes por uma fenda horizontal. No entanto, caracteres de sítios de restrição de DNA de cloroplasto sugerem que esse grupo pode ser parafilético (Kim e Jansen 1995, 1998a).

As vistosas flores de Berberidaceae são polinizadas por insetos (principalmente abelhas) que coletam néctar ou pólen. Em *Berberis*, os estames são sensitivos e, quando acidentalmente tocados por uma abelha, se curvam em direção ao interior da flor, fazendo com que as valvas das anteras (com pólen) toquem a cabeça do inseto. As coloridas bagas de Berberidaceae são dispersas por aves e mamíferos. Algumas apresentam sementes com uma estrutura dura, arilóide, e são dispersas por insetos. Os frutos de *Vancouveria* são dispersos por vespas. *Caulophyllum* é caracterizado por frutos que se abrem prematuramente, expondo as sementes globosas, azuis, grandes e carnosas; as sementes terminam seu desenvolvimento em condições completamente expostas.

Referências adicionais: Ernst 1964; Thorne 1974.

Papaveraceae A. L. de Jussieu
(Família da papoula)

Ervas ou arbustos sublenhosos; caule com feixes vasculares às vezes dispostos em muitos anéis; *com laticíferos e látex branco, creme, amarelo, alaranjado ou vermelho, ou com células especializadas secretoras e alongadas e, neste caso, com seiva translúcida e mucilaginosa;* seiva com vários tipos de alcalóides (incluindo os do tipo benzil-isoquinolínico). Pêlos simples. *Folhas geralmente alternas e espiralas, simples,* **mas freqüentemente lobadas ou partidas**, *inteiras ou (mais freqüentemente) com vários tipos de dentes, às vezes espinhosas,* com venação ± peninérvea; *estípulas ausentes.* Inflorescências variadas. Flores bissexuais, radiais a bilaterais (actinomorfas ou zigomorfas). **Sépalas geralmente 2** *ou 3,* muitas vezes livres, imbricadas, geralmente **decíduas**, grandes e envolvendo o botão floral ou pequenas e semelhantes a brácteas. **Pétalas** geralmente **4** *ou 6,* às vezes numerosas, livres, imbricadas, *com freqüência enrugadas no botão e então franzidas quando expandidas; freqüentemente as 2 (ou 3) mais internas diferenciadas das 2 (ou 3) mais externas,* e às vezes com 1 ou 2 das pétalas mais externas providas de um proeminente nectário basal (ou esporão) e as 2 mais internas conatas no ápice formando um capuz sobre os estigmas. *Estames numerosos a 6 ± conatos em 2 grupos de 3,* raramente reduzidos a 4; filetes livres a conatos; grãos de pólen tricolporados a poliporados. **Carpelos 2** a numerosos, **conatos**; **ovário** súpero, **com placentação parietal**, as placentas às vezes intrusivas; estigma(s) livre(s) a conato(s), 1 ou em número igual ao dos carpelos, com freqüência discóides e lobados, às vezes captados, óvulos geralmente numerosos, mas às vezes reduzidos a 1 ou 2, com freqüência anfítropos a campilótropos. Nectários ausentes, ou às vezes um ou mais filetes dos estames apresentam glândulas nectaríferas basais. **Fruto cápsula**, *de deiscência variada, mas freqüentemente por poros apicais, valvas ou fendas longitudinais,* **com freqüência com replo persistente e engrossado** (ou replos, desenvolvidos a partir da placenta, mas às vezes perdidos), ocasionalmente noz ou semelhante a lomento; **sementes às vezes ariladas** (Figura 9.44).

Fórmula floral:

* ou X, K2–3, C4–6 (–∞), A(4–∞) ou (3)+(3), G(2–∞); cápsula

Distribuição: amplamente distribuída em regiões temperadas, sobretudo do Hemisfério Norte, mas também presente no sul da África e no leste da Austrália.

Gêneros/espécies: 40/770. ***Principais gêneros:*** *Corydalis* (400 spp.), *Papaver* (100), *Fumaria* (50) e *Argemone* (30). Os gêneros *Adlumia*, *Arctomecom*, *Argemone*, *Canbya*, *Chelidonium*, *Corydalis*, *Dendromecon*, *Dicentra*, *Eschscholzia*, *Fumaria*, *Glaucium*, *Hesperomecon*, *Meconella*, *Papaver*, *Platystemon*, *Romneya*, *Sanguinaria* e *Stylophorum* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá. A delimitação dos gêneros freqüentemente é difícil (ver Jork e Kadereit 1995).

Importância econômica e produtos: *Papaver somniferum* (papoula-do-ópio) é a fonte do ópio e derivados como a morfina, a heroína e a codeína. As sementes dessa espécie também são utilizadas como condimento. Muitas gêneros apresentam flores vistosas e são cultivadas como plantas ornamentais; é o caso de muitas espécies de *Argemone*, *Eschscholzia*, *Papaver*, *Macleaya*, *Corydalis*, *Sanguinaria* e *Dicentra*. A maioria das espécies é altamente venenosa.

Discussão: a monofilia de Papaveraceae é sustentada por caracteres morfológicos e por dados de seqüências de nucleotídeos (Drinnan et al. 1994; Hoot e Crane 1995; Kadereit et al. 1994, 1995; Loconte et al. 1995). A família é aqui circunscrita de maneira ampla, incluindo Fumariaceae (ver abaixo).

Loconte e colaboradores (1995) propuseram (com base em caracteres morfológicos) que a subfamília Platystemonoideae é o grupo-irmão do restante da família; *Platystemon* e *taxa* afins apresentam muitos carpelos ligeiramente fusionados (com estigmas livres) que se separam na maturidade. Em contraste, Kadereit e colaboradores (1995) e Hoot e colabo-

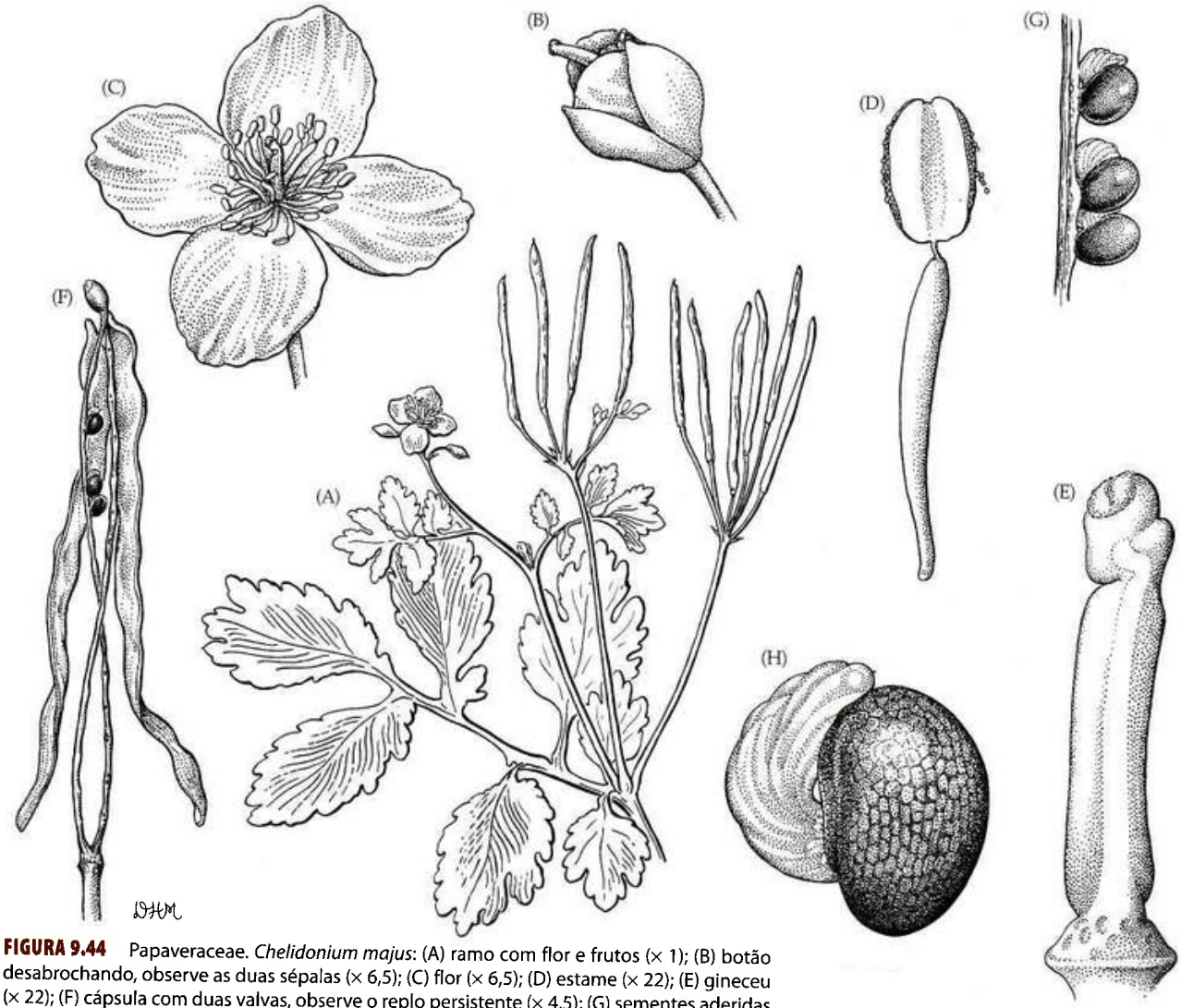


FIGURA 9.44 Papaveraceae. *Chelidonium majus*: (A) ramo com flor e frutos (× 1); (B) botão desabrochando, observe as duas sépalas (× 6,5); (C) flor (× 6,5); (D) estame (× 22); (E) gineceu (× 22); (F) cápsula com duas valvas, observe o replo persistente (× 4,5); (G) sementes aderidas ao replo (× 9); (H) sementes ariladas (× 44). (Fonte: Ernst 1962, *J. Arnold Arbor.* 43: p. 325.)

radores (1997) propuseram (com base em dados morfológicos e de seqüências de nucleotídeos) que *Pteridophyllum* é o grupo-irmão dos demais gêneros; este gênero carece de células secretoras, enquanto os demais apresentam laticíferos ou idioblastos, uma possível sinapomorfia. As diferenças entre as duas hipóteses (a segunda apresenta mais evidências a favor) radicam basicamente nos diferentes enraizamentos adotados (ver Blattner e Kadereit 1995; Judd et al. 1994; Schwarzbach e Kadereit 1995).

Dentro do clado com laticíferos e idioblastos, Fumarioideae (p. ex., *Dicentra, Corydalis* e *Fumaria*), com freqüência reconhecida (pelo menos, por muitos sistematas americanos) como Fumariaceae (Cronquist 1981), é o grupo-irmão das demais subfamílias, compreendendo gêneros como *Papaver, Argemone, Meconopsis, Eschscholzia, Chelidonium* e *Sanguinaria* (Kadereit et al. 1995; Hoot et al. 1997). A monofilia de Fumarioideae é sustentada pela presença de estames fusionados em dois grupos de três (diadelfos), sendo que o estame central de cada grupo apresenta dois lóculos e os laterais apresentam um único lóculo cada; nectários estaminais e flores com as duas pétalas externas muito diferentes das duas internas (que estão mais ou menos conatas sobre os estigmas). Além disso, uma ou duas das pétalas externas são calcaradas ou sacadas. As Papaveraceae não-Fumarioideae do clado com laticíferos e idioblastos (Papaveraceae s.s.) formam um clado sustentado pela presença de numerosos estames (uma apomorfia). Dentro desse grupo, Chelidonioideae (p. ex., *Chelidonium, Sanguinaria*) é possivelmente o grupo-irmão dos demais gêneros da família. Ambas, Fumarioideae e Chelidonoideae, apresentam frutos alongados, consistentemente formados por dois carpelos com um replo (Figura 9.44F). Papaveroideae (p. ex., *Papaver, Argemone* e *Meconopsis*) é mais derivada e é diagnosticada por suas flores com muitos carpelos e pela presença de pêlos multicelulares e multisseriados. *Platystemon* e *taxa* afins foram inseridos dentro de Papaveroideae por Kadereit e colaboradores (1995). *Eschscholzia* (Eschscholzioideae) é característico devido a seus pêlos unicelulares, pólen policolpado e frutos explosivos.

As flores de Papaveraceae atraem abelhas, vespas e moscas como polinizadores. Os *taxa* de Papaveroideae e Cheli-

Chave para as Principais Famílias de Proteales e Grupos Filogeneticamente Adjacentes

1. Plantas aquáticas com rizomas submersos; receptáculo expandido e achatado com os carpelos livres e imersos nele; frutos nozes, embebidos no receptáculo esponjoso . . . . . Nelumbonaceae
1. Plantas de hábitats terrestres; receptáculo não expandido; carpelos livres ou conatos; frutos aquênios, folículos ou cápsulas 2
2. Elementos de vaso ausentes; carpelos com porção adaxial formando uma glândula de néctar . . . Trochodendraceae (incluindo Tetracentraceae)
2. Elementos de vaso presentes; carpelos sem a glândula de néctar adaxial 3
3. Carpelos livres, ou carpelo solitário; fruto não capsular 4
3. Carpelos pelo menos parcialmente conatos; fruto cápsula . . . . . Buxaceae
4. Perianto conspícuo, petalóide, e plantas principalmente polinizadas por animais; flores geralmente bissexuais; 4 estames, geralmente adnatos ao perianto; folhas freqüentemente muito coriáceas; frutos em geral folículos. . . . . **Proteaceae**
4. Perianto diminuto e plantas polinizadas pelo vento; flores unissexuais; estames 3-7, não adnatos ao perianto; folhas não coriáceas; frutos aquênios associados com aristas semelhantes a pêlos . . . . . **Platanaceae**

donoideae, cujas flores são radiais e apresentam androceu exposto, não produzem néctar e são polinizadas por abelhas, moscas e coleópteros a procura de pólen. As flores de Fumarioideae são morfologicamente mais derivadas e apresentam esporões ou sacos de néctar; essas flores são polinizadas por abelhas. Abelhas à procura de néctar pressionam as pétalas internas, as anteras são assim expostas e os insetos são lambuzados com pólen. *Bocconia* apresenta flores inconspícuas, com estames pêndulos e suas flores são polinizadas pelo vento. Pode ocorrer tanto polinização cruzada como autopolinização.

Em muitas Papaveraceae, as diminutas sementes são expelidas quando o vento chacoalha as cápsulas (ver Prancha 9.6D) e são passivamente dispersas pelo vento ou pela água, mas em *Eschscholzia* a deiscência das cápsulas é explosiva. As sementes são tipicamente ariladas, os arilos (Figura 9.44H) podem ser duros e oleosos (em muitos gêneros), promovendo a dispersão por formigas, ou coloridos e dispersos por aves (*Bocconia*). Um colar gorduroso é produzido ao redor da base das nozes de *Fumaria*, outra adaptação à dispersão por formigas.

Referências adicionais: Ernst 1962; Kadereit 1993; Lidén 1986,1993; Ronse Decraene and Smets 1992; Thorne 1974.

Proteales e outras tricolpadas

Várias famílias com flores reduzidas, agregadas em inflorescências pêndulas (p. ex., amentos ou amentilhos) e polinizadas pelo vento, têm sido tradicionalmente consideradas como um grupo de famílias relacionadas denominado Hamamelidae (ver Cronquist 1981, 1988; Tarkhtajan 1980; e a revisão de Stern 1973). Como demonstrado por numerosas linhas de evidência, este grupo com certeza não é monofilético (Thorne 1973a; Donoghue e Doyle 1989; Wolfe 1989; Crane e Blackmore 1989; Hufford e Crane 1989; Hufford 1992; Chase et al. 1993; Manos et al. 1993). Algumas famílias tradicionalmente incluídas em Hamamelidae, tais como Platanaceae, Trochodendraceae e Buxaceae, são linhagens que divergiram cedo dentre as eudicotiledôneas, sendo que Proteaceae e Nelumbonaceae provavelmente estão relacionadas. Caracteres morfológicos e seqüências de *rbcL*, *atpB*, *matK*, 18S e 26S rDNA sustentam o agrupamento de **Proteaceae**, **Platanaceae** e Nelumbonaceae em um clado que aqui chamamos Proteales (Hilu et al. 2003; Hoot et al. 1999; Hufford 1992; Kim et al. 2004; Manos et al. 1993; Soltis et al. 1997, 2000, 2003). A presença de gineceu com um ou dois óvulos pêndulos por carpelo deve ser uma sinapomorfia para Proteales. O clado Platanaceae + Proteaceae provavelmente é sustentado pelas sinapomorfias de flores 4-meras com estames opostos às peças periânticas e carpelos com cinco feixes vasculares; no entanto, as flores de Platanaceae são muito reduzidas, o que dificulta as comparações. Essas duas famílias também apresentam pêlos com morfologia similar (Carpenter et al. 2005). As famílias de Proteales, junto com as filogeneticamente adjacentes Trochodendraceae e Buxaceae, são contrastadas na chave. Outras famílias com flores reduzidas, outrora incluídas em Hamamelidae, hoje são inseridas em Saxifragales, Fagales ou Malpighiales das eutricolpadas.

Platanaceae T. Lestiboudois
(Família do plátano)

Árvores; **nós multilacunares**; presença de compostos cianogênicos, *triterpenos* e taninos; *casca esfoliante em grandes lâminas irregulares, que ao se desprender expõe áreas lisas de coloração clara*. **Pêlos ramificados**. *Folhas alternas*, dísticas ou espiraladas, *simples, geralmente com forma e venação palmado-lobadas, com dentes ± grandes*, cada dente apresentando uma nervura mediana que se torna atenuada em direção ao ápice glandular, onde se abre em uma cavidade; *base do pecíolo expandida e envolvendo a gema axilar; presença de estípulas, em geral grandes e conspícuas*. **Inflorescências** indeterminadas, um racemo **de glomérulos** (Prancha 9.6C), mas às vezes reduzidas a um único glomérulo, pêndulas, axilares. *Flores*

unissexuais (**e em glomérulos unissexuais, plantas monóicas**), radiais, muito reduzidas e inconspícuas. Sépalas 3-7, livres ou ligeiramente conatas, diminutas. Pétalas 3-7, livres, diminutas, geralmente ausentes nas flores carpeladas. Estames 3-7; *filetes muito curtos; anteras com o conectivo prolongado em um apêndice peltado*; grãos de pólen tricolporados. *Carpelos geralmente 5-9, livres; ovários súperos*, **placentação apical**; estigma alongado e estendendo-se ao longo da superfície adaxial do estilete recurvado. Óvulos 2 por carpelo, **mas 1 abortivo**, ortótropos. Nectários ausentes. **Frutos aquênios ± lineares, subtendidos por longas aristas, densamente agrupados**.

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, K(3–7), C3–7, A3–7, G0

Flor carpelada: *, K(3–7), C0, A0, G5–9; aquênio

Distribuição e ecologia: ocorre em regiões tropicais a temperadas da América do Norte, regiões Centro-sul da Europa e Oeste da Ásia até a Indochina; com freqüência ao longo de cursos d'água.

Gênero/espécies: 1/7. ***Gênero:*** *Platanus*.

Importância econômica e produtos: muitas espécies ou híbridos de *Platanus* são cultivados como plantas ornamentais e para uso madeireiro.

Discussão: *Platanus kerrii* (do subgênero *Castaneophyllum*) apresenta folhas não decíduas com venação peninérvea e gemas axilares expostas. Essa espécie é o grupo-irmão das demais espécies (do subgênero *Platanus*), que apresentam folhas decíduas com venação palmada e gemas axilares envolvidas pela base do pecíolo expandido (Feng et al. 2005). Caracteres de inflorescência e aquênio são taxonomicamente úteis no gênero (Nixon e Poole 2003). As flores inconspícuas e unissexuais de *Platanus* são polinizadas pelo vento; a floração ocorre no início da primavera quando as folhas estão rebrotando. Os globosos agregados de aquênios se desagregam no outono, e os frutos providos com tufos de pêlos são dispersos pelo vento (e às vezes secundariamente pela água).

Referências adicionais: Boothroyd 1930; Ernst 1963b; Hufford and Grane 1989; Kubitzki 1993d.

Proteaceae A. L. de Jussieu
(Família do carvalho-brasileiro)

Árvores ou arbustos; nós trilacunares; comumente, presença de taninos, às vezes com compostos cianogênicos. Raízes não formando micorrizas, geralmente **com agrupamentos de raízes laterais curtas e especializadas**. Pêlos simples ou bífidos, 3-celulares, com células basais curtas e terminais alongadas, freqüentemente com paredes espessas. Folhas geralmente alternas e espiraladas, simples ou pinado-compostas, às vezes lobadas ou profundamente partidas, inteiras a serreadas; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas ou indeterminadas, terminais. Flores geralmente bissexuais, radiais ou bilaterais, conspícuas. *Tépalas 4*, livres, ou *mais freqüentemente conatas, com freqüência profundamente partidas em um dos lados*, ou 3 tépalas conatas e 1 livre, **valvadas**. *Estames 4; filetes geralmente adnatos às tépalas*; anteras em geral com conectivo prolongado formando um apêndice; grãos de pólen geralmente 3-porados ou 3-colporados. **Carpelo 1**, *freqüentemente sobre um pedúnculo*; ovário súpero, com placentação lateral; estigma globoso a alongado. Óvulos 1 a numerosos, anátropos a ortótropos. *Frutos folículos, nozes, aquênios, drupas ou sâmaras*; sementes freqüentemente aladas; endosperma geralmente ausente.

Fórmula floral:

* ou X, T(4–), A4, G1; folículos, noz, aquênio, drupa

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais, sobretudo no sul da África e na Austrália.

Gêneros/espécies: 80/1.770. ***Principais gêneros:*** *Grevillea* (200 spp.), *Hakea* (110), *Protea* (110), *Helicia* (80), *Leucadendron* (70), *Banksia* (50) e *Leucospermum* (40). A família é representada na América do Norte por uma única espécie cultivada de *Grevillea* (na Flórida).

Importância econômica e produtos: *Banksia, Embothrium, Grevillea, Hakea, Protea* e *Telopea* são ornamentais. As sementes de *Macadamia integrifolia* (macadâmia) são comestíveis. Muitos gêneros (*Cardwellia, Euplassa, Grevillea, Roupala*) produzem madeiras altamente decorativas.

Discussão: a família geralmente é dividia em duas subfamílias, Grevilleoideae (flores produzidas aos pares) e Proteoideae (flores não pareadas); a primeira foi dividida por Johnson e Briggs (1975) em quatro subfamílias. A monofilia de Proteoideae (incluindo gêneros como *Protea, Leucospermum, Leucadendron* e *Conospermum*) é sustentada pela presença de cromossomos pequenos, óvulos reduzidos a 1 ou 2 e frutos secos, em geral indeiscentes. Grevilleoideae (p. ex., *Embothrium, Grevillea, Macadamia, Banksia, Hakea, Helicia* e *Telopea*) apresentam flores aos pares, e sua monofilia é sustentada por seqüências de DNA de cloroplasto (Hoot e Douglas 1998). Muitas espécies apresentam folículos e sementes aladas, porém frutos indeiscentes com grande sementes não aladas evoluíram muitas vezes dentro do grupo. *Bellendena, Placospermum* e *Toronia* devem ser sucessivamente grupos-irmãos de todas as outras Proteaceae (Hoot e Douglas 1998), sendo que Johnson e Briggs (1975) já tinham percebido seus caracteres plesiomórficos.

As flores de Proteaceae são polinizadas por insetos, aves e pequenos mamíferos (marsupiais e roedores). As espécies com folículos e sementes aladas (p. ex., *Embothrium, Telopea* e *Grevillea*) são dispersas pelo vento, enquanto aquelas com frutos indeiscentes secos a carnosos são dispersas por aves ou mamíferos.

Referência adicional: Rourke and Wiens 1977.

EUDICOTILEDÔNEAS-NÚCLEO (TRICOLPADAS-NÚCLEO)

A monofilia deste grande grupo (ver Tabela 9.1 e Figura 9.7) é sustentada por seqüências de *rbcL*, *atpB*, *matK* e 18S (Chase et al. 1993; Hilu et al. 2003; Hoot et al. 1999; Judd e Olmstead 2004; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 1998, 2000, 2003; Zanis et al. 2003). *Gunnera* e *Myrothamnus* (Gunneraceae; que apresentam flores 2-meras) são bem sustentados como o grupo-irmão de todas as outras eudicotiledôneas-núcleo. Em contraste, todas as demais eudicotiledôneas-núcleo costumam apresentar flores 5-meras (menos freqüentemente 4-meras); a placentação geralmente é axial. É digno de nota que análises filogenéticas dos genes MADS-box das angiospermas indicam dois clados de genes dentro das eutricolpadas, isto é, euAP1 e euFUL, enquanto os clados de eudicotiledôneas que não pertencem às tricolpadas-núcleo apresentam apenas seqüências semelhantes aos genes euFUL (Litt e Irish 2003). Isso indica que um evento de duplicação ocorreu nestes genes florais no ancestral comum das eudicotiledôneas-núcleo. O complexo de genes euAP1 inclui reguladores chaves do desenvolvimento floral, os quais têm sido responsabilizados pela especificação na identidade do perianto.

Caryophyllales

A monofilia de Caryophyllales (APG 1998, 2003; Stevens 2001 e versões mais recentes) é sustentada por peculiaridades do desenvolvimento da parede da antera, elementos de vaso com perfurações simples, seqüências de aminoácidos do citocromo *c* e caracteres de seqüências de DNA. A posição da ordem, seja dentro das rosídeas ou como grupo-irmão do clado das asterídeas, ainda é incerta. O grupo inclui dois grandes clados, aqui reconhecidos como as subordens Polygonineae e Caryophyllineae (embora elas tenham sido tratadas como Polygonales e Caryophyllales s.s., ver Judd e Olmstead 2004), mas Rhabdodendraceae é de localização incerta.

A maioria das Caryophyllineae pertence a um clado, as Caryophyllineae-núcleo, grupo bem sustentado por numerosas e distintas sinapomorfias, tais como plastídio dos tubos crivados do floema com anéis periféricos de filamentos de proteína e freqüentemente com um cristal central de proteína (enquanto a maioria das tricolpadas apresenta os plastídios dos tubos crivados com grãos de amido); betalaínas conferindo pigmentação vermelha a amarela (mas encontramos antocianinas em Caryophyllaceae); perda do íntron *rp12* do cpDNA; um único verticilo de tépalas; pólen com exina espinhosa e tubulífera/pontuada; placentação central-livre a basal; embrião curvo; e presença de perisperma, com endosperma escasso ou ausente (Behnke 1976, 1994; Behnke e Mabry 1994; Bittrich 1993b; Cuénoud 2003, Cuénoud et al. 2002; Downie e Palmer 1994a,b; Eckard 1976; Hilu et al. 2003; Mabry 1973, 1976; Manhart e Rettig 1994; Rettig et al. 1992; Rodman 1990, 1994; Rodman et al. 1984). A monofilia do grupo tem sido fortemente sustentada por seqüências de *rbcL*, *atpB*, *matK* e 18S rDNA (Chase et al. 1993; Källersjö et al. 1998; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 1997, 2000, 2005). No entanto, há três pequenas famílias de posição basal em relação às Caryophyllineae-núcleo, incluindo a monotípica Simmondsiaceae, do sudoeste dos Estados Unidos e regiões adjacentes do México. Até onde se sabe, os caracteres morfológicos dessas famílias diferem parcialmente daqueles

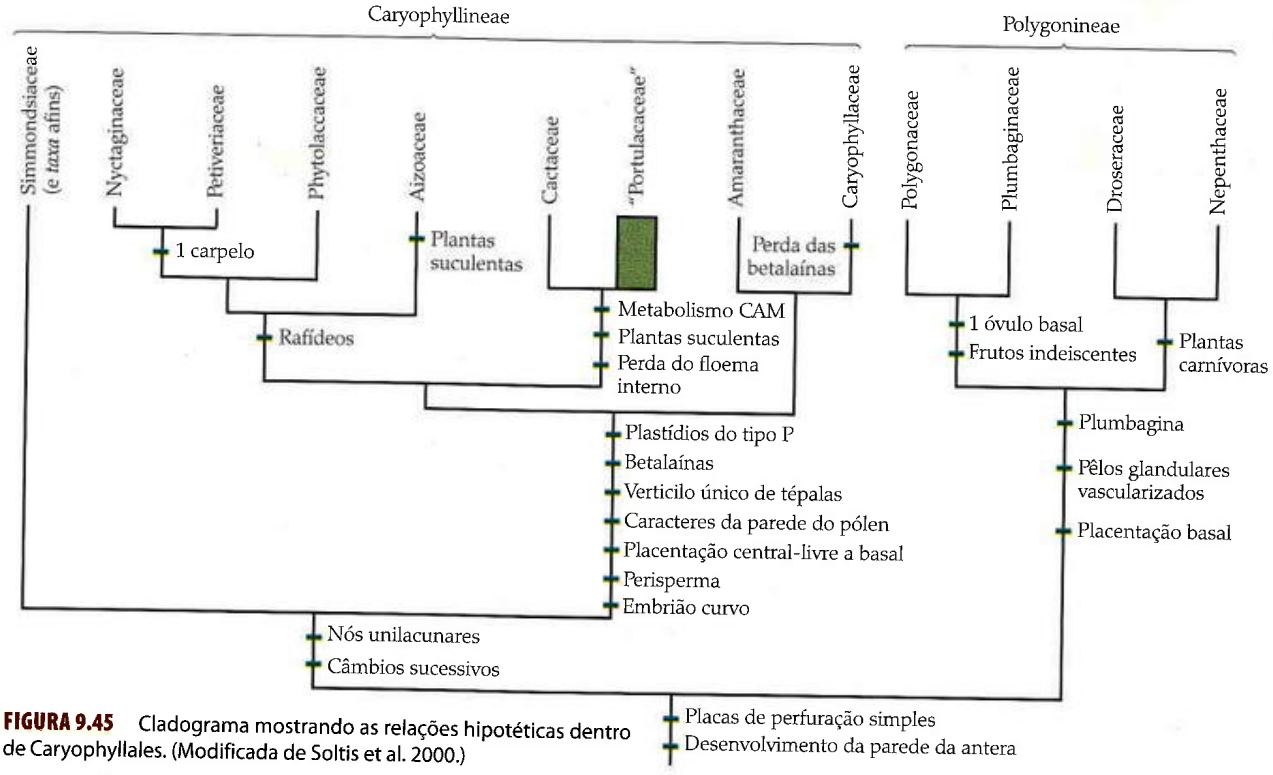


FIGURA 9.45 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Caryophyllales. (Modificada de Soltis et al. 2000.)

das Caryophyllineae-núcleo, mas a presença de caules com câmbios sucessivos (anéis concêntricos de xilema e floema ou anéis concêntricos de feixes vasculares) e de nós unilacunares devem ser sinapomorfias para a subordem (Figura 9.45). Essas famílias também apresentam estiletes caracteristicamente separados ou ramos dos estiletes bem desenvolvidos com estigmas alongados. Caryophyllineae consiste em 21 famílias e 8.600 espécies; as principais famílias são **Aizoaceae**, **Caryophyllaceae**, **Phytolaccaceae**, Petiveriaceae, **Nyctaginaceae**, **Amaranthaceae** (incluindo Chenopodiaceae), **Cactaceae** e **Portulacaceae**.

As relações filogenéticas dentre as Caryophyllineae-núcleo têm sido muito estudadas, mas ainda são pouco conhecidas (Downie et al. 1997; Downie e Palmer 1993a,b; Hilu et al. 2003; Manhart e Rettig 1994; Rettig et al. 1992; Hodman et al. 1984; Hodman 1990, 1994) (Figura 9.45). Os limites das famílias não estão claros, e muitos *taxa* críticos são pouco conhecidos. Caryophyllaceae tem sido considerada a família-irmã dos demais integrantes da subordem porque apresenta antocianinas (como pigmentos vermelhos ou amarelos), enquanto os outros integrantes da subordem apresentam betalaínas (Ehrendorfer 1976; Mabry 1973, 1976; Mabry et al. 1972). Se essa hipótese estiver correta, então a presença de betalaínas não constitui uma sinapomorfia para as Caryophyllineae-núcleo, sendo um caráter diagnóstico para um clado contendo todas as famílias, exceto Caryophyllaceae e Molluginaceae. Recentes análises cladísticas (ver referências) colocam em dúvida essa hipótese e sugerem que Caryophyllaceae evoluiu a partir de ancestrais que continham betalaínas, perderam as betalaínas e readquiriram antocianinas, é possível que as duas mudanças estejam bioquimicamente inter-relacionadas (Downie e Palmer 1994a,b). Phytolaccaceae, Petiveriaceae,

Chave para as Principais Famílias de Caryophyllineae

1. Gineceu unicarpelar com um único óvulo 2
1. Gineceu com 2 a muitos carpelos, com 1 a numerosos óvulos 3
2. Inflorescência indeterminada; flores 4-meras, 4 tépalas, livres; estames 4 a numerosos; perianto não diferenciado . . . . . Petiveriaceae
2. Inflorescência determinada; flores, geralmente 5-meras, 5 tépalas, conatas; estames, geralmente 5 a numerosos; perianto diferenciado, a porção distal ± conspícua e caduca e a proximal acrescente, persistente, associada com o fruto na dispersão . . . . . **Nyctaginaceae**
3. Inflorescência indeterminada; carpelos ± livres a conatos e ovário com placentação axial, com um óvulo por lóculo; fruto baga desenvolvendo-se a partir de ovário súpero . . . . . **Phytolaccaceae**
3. Inflorescência determinada; carpelos conatos e ovário com placentação central livre, basal, parietal ou axial, óvulos 1 a numerosos e, se placentação axial, com numerosos óvulos por lóculo; fruto cápsula, aquênio ou utrículo, desenvolvendo-se a partir de ovário súpero ou ínfero, ou baga desenvolvendo-se a partir de ovário ± ínfero 4
4. Flores com hipanto; ovário ínfero a súpero; estames geralmente numerosos 5
4. Flores sem hipanto; ovário súpero; estames, poucos a numerosos 6
5. Ramos ± equivalentes; folhas suculentas, nunca espinhosas, opostas ou alternas; ovário súpero a ínfero, geralmente com placentação axial . . . . . **Aizoaceae**
5. Ramos fortemente dimórficos, os ramos longos geralmente suculentos e fotossintéticos, os curtos providos de espinho ou grupo de espinhos (e também, às vezes, pêlos irritantes, os gloquídeos); caules suculentos; folhas sempre alternas; ovário geralmente ínfero, com placentação basal ou, mais freqüentemente, parietal . . . . . **Cactaceae**
6. Flores com 2 bractéolas que parecem formar um cálice, tépalas petalóides; estames com freqüência numerosos, às vezes tão poucos quanto cinco . . . . . **"Portulacaceae"**
6. Flores sem as duas bractéolas sepalóides, com tépalas esverdeadas a petalóides, ou com 5 "pétalas" e 5 tépalas parecendo ser um cálice; estames 5-10 7
7. Flores geralmente com 5 sépalas e 5 "pétalas"; folhas opostas; ovário com placentação central livre a basal, óvulos geralmente numerosos (às vezes apenas 1); fruto geralmente cápsula (ocasionalmente aquênio); presença de antocianinas; plastídios das células crivadas com cristal central de proteína . . . . . **Caryophyllaceae**
7. Flores geralmente com 5 tépalas; folhas alternas ou opostas e nós não intumescidos; ovário com placentação basal, óvulo, geralmente 1; fruto aquênio ou utrículo; presença de betalaínas; células crivadas sem cristal central de proteína . . . . . **Amaranthaceae**

Nyctaginaceae e Aizoaceae aparentemente formam um clado sustentado pela presença de rafídeos e caracteres do genoma do cloroplasto, e Portulacaceae e Cactaceae formam outro clado sustentado pela presença do metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) e hábito suculento. No entanto, folhas suculentas também evoluíram em Aizoaceae.

O segundo principal clado de Caryophyllales é a subordem Polygonineae, que é aqui definida de modo amplo, incluindo **Polygonaceae**, Plumbaginaceae, Nepenthaceae, **Droseraceae** e outras cinco famílias, compreendendo ao todo cerca de 2.050 espécies. A monofilia de Polygonineae é sustentada por seqüências de *rbcL, atpB, matK* e 18S (Hilu et al. 2003, Soltis et al. 2000, 2003; Williams et al. 1994); caracteres que sustentam a subordem incluem a presença de células secretoras esparsas contendo plumbagina, uma naftoquinona (mas estas foram perdidas em muitos clados, como em Plumbaginaceae, subfamília Staticoideae e Polygonaceae); a presença de indumento de pêlos pedunculados glandulosos e vascularizados que freqüentemente produzem mucilagem (perdidos em alguns clados como em Polygonaceae); a placentação basal (mas parietal em algumas Droseraceae e axial em Nepenthaceae); e o endosperma amiláceo.

Polygonineae deve compreender dois grandes clados (Figura 9.45). O primeiro contém Polygonaceae e Plumbaginaceae e é sustentado pela presença de ovários com um único óvulo basal e frutos geralmente indeiscentes (aquênios ou núculas). O segundo clado inclui Droseraceae e Nepenthaceae e é sustentado por caracteres moleculares e provavelmente pelo hábito carnívoro. A maioria dos integrantes deste clado também apresenta folhas circinadas e a corola contorta no botão.

Alguns sistematas têm agrupado Nepenthaceae, Droseraceae e Sarraceniaceae (Ericales) com base no hábito carnívoro. As folhas em forma de jarra das famílias Nepenthaceae (Velho Mundo), Sarraceniaceae (Novo Mundo) e Cephalotaceae (Oxalidales; da Austrália), são surpreendentemente convergentes.

Caryophyllaceae A. L. de Jussieu (Família do cravo)

Geralmente ervas; caules às vezes com anéis concêntricos de xilema e floema; **presença de antocianinas**; freqüentemente com presença de saponinas triterpenóides. Pêlos variados. **Folhas opostas**, *simples, inteiras, muitas vezes estreitas, venação peninérvea, nervuras secundárias geralmente inconspícuas e venação parecendo ± paralela, o par de folhas com freqüência conectado por uma linha nodal transversal, e os nós geralmente engrossados*; estípulas ausentes ou **presentes**. *Inflorescências determinadas*, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais. Flores geralmente bissexuais, radiais, às vezes com androginóforo. *Tépalas 4-5, livres a conatas*, imbricadas, em geral sepalóides. *Pétalas verdadeiras ausentes, mas o verticilo externo de 4-5 estames com muita freqüência petalóides, aqui chamados "pétalas", estas freqüentemente bilobadas e às vezes diferenciadas em região basal longa e fina (ungüículo) e uma região apical expandida (lâmina ou limbo) separadas por uma articulação apendiculada*. Estames 4-10; filetes livres ou ligeiramente conatos, às vezes adnatos às "pétalas"; grãos de pólen tricolpados a poliporados. Carpelos 2-5, conatos; *ovário súpero, placentação central-livre*, ocasionalmente axial ou basal; estigmas diminutos a lineares. Óvulos geralmente numerosos, ocasionalmente poucos ou apenas 1, ± campilótropos. Néctar produzido por disco nectarífero ou pelas bases dos estames. **Fruto geralmente cápsula loculicida**, *deiscente por valvas ou por meio de um dentes apicais* (Prancha 9.7B), mas às vezes um utrículo; embrião geralmente curvo; endosperma ± ausente, substituído por perisperma (Figura 9.46).

Fórmula floral:

*, K(4–5), C4–5, A(4–10), G(2–5); cápsula, utrículo

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída, mas especialmente característica em regiões temperadas e subtropicais do Hemisfério Norte, sobretudo em hábitats abertos ou alterados.

Gêneros/espécies: 70/2.200. ***Principais gêneros:*** *Silene* (700 spp.), *Dianthus* (300), *Arenaria* (200), *Gypsophila* (150), *Minuartia* (150), *Stellaria* (150), *Paronychia* (110) e *Cerastium* (100). Além dos gêneros supracitados, muitos outros gêneros nativos e naturalizados ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá, como *Agrostemma, Drymaria, Geocarpon, Sagina, Saponaria, Spergula* e *Stipulicida*.

Importância econômica e produtos: espécies dos gêneros *Dianthus* (cravos), *Gypsophila, Saponaria* e *Silene* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia de Caryophyllaceae é sustentada por morfologia e caracteres de seqüências de *rbcL* e ORF2280. A família é tipicamente dividida em três subfamílias. "Paronychioideae" (p. ex., *Paronychia, Stipucilida, Spergula* e *Spergularia*) é um agrupamento heterogêneo e parafilético definido apenas pela presença de estípulas (uma possível plesiomorfia dentro de Caryophyllaceae). Alguns integrantes desse grupo apresentam pétalas, enquanto outros (p. ex., *Paronychia*) carecem delas. Os integrantes petalóides de "Paronychioideae", junto com "Alsinoideae" e Caryophylloideae, provavelmente constituem um grupo monofilético, que pode ser diagnosticado pela presença de pétalas freqüentemente bilobadas, pela perda das estípulas e pelos estames em número igual ao dobro do número de sépalas (Fior et al. 2006; Lüders 1907). Caryophylloideae e "Alsinoideae" também diferem da maioria das "Paronychioideae" por peculiaridades do desenvolvimento embrionário e pelas folhas basalmente conatas. Dentro desse clado, "Alsinoideae" (p. ex., *Arenaria, Minuartia, Stellaria, Cerastium* e *Sagina*) constitui um complexo parafilético caracterizado pelas simplesiomorfias de sépalas livres e pétalas sem articulações, enquanto Caryophylloideae (p. ex., *Silene, Saponaria, Dianthus* e *Gypsophila*) constitui um clado sustentado por sépalas conatas e pétalas geralmente ungüiculadas e articuladas.

As flores de Caryophyllaceae são polinizadas por diversos insetos (moscas, abelhas, borboletas e mariposas) em busca de néctar. A presença de protandria promove a polinização cruzada na maioria das espécies, mas muitas das espécies ruderais apresentam flores inconspícuas com poucos estames, que se autopolinizam. As sementes pequenas ou aladas na

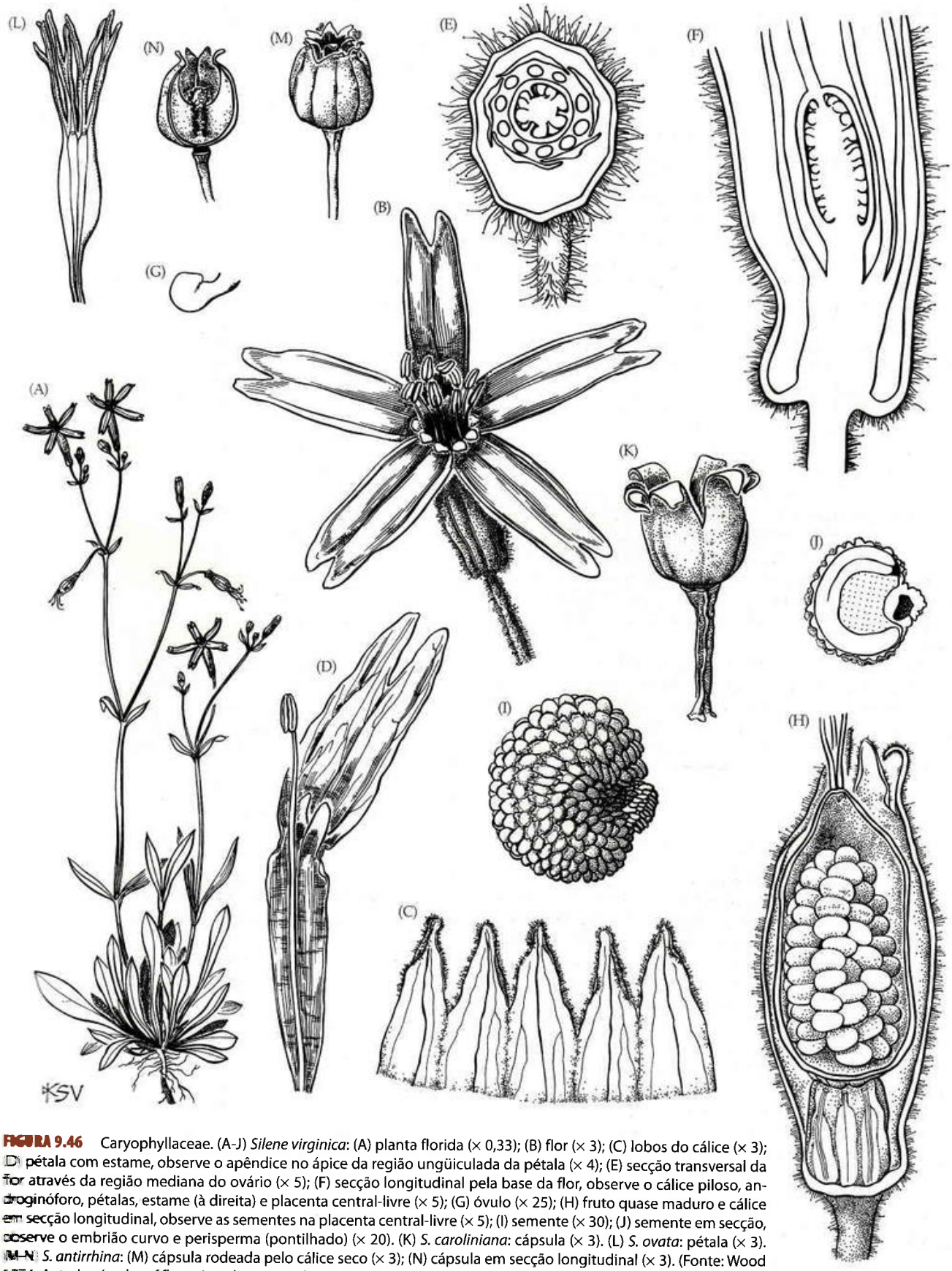


FIGURA 9.46 Caryophyllaceae. (A-J) *Silene virginica*: (A) planta florida (× 0,33); (B) flor (× 3); (C) lobos do cálice (× 3); (D) pétala com estame, observe o apêndice no ápice da região ungüiculada da pétala (× 4); (E) secção transversal da flor através da região mediana do ovário (× 5); (F) secção longitudinal pela base da flor, observe o cálice piloso, androginóforo, pétalas, estame (à direita) e placenta central-livre (× 5); (G) óvulo (× 25); (H) fruto quase maduro e cálice em secção longitudinal, observe as sementes na placenta central-livre (× 5); (I) semente (× 30); (J) semente em secção, observe o embrião curvo e perisperma (pontilhado) (× 20). (K) *S. caroliniana*: cápsula (× 3). (L) *S. ovata*: pétala (× 3). (M-N) *S. antirrhina*: (M) cápsula rodeada pelo cálice seco (× 3); (N) cápsula em secção longitudinal (× 3). (Fonte: Wood 1974. *A student's atlas of flowering plants*, p. 27.)

(A)

Caryophyllales: Phytolaccaceae
Phytolacca americana: frutos

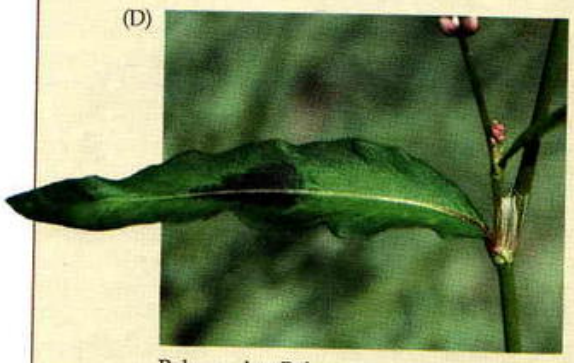
(B)

Caryophyllales: Caryophyllaceae
Agrostemma githago: cápsula e sementes

(C)

Caryophyllales: Caryophyllaceae
Lychnis chalcedonica: flores

(D)



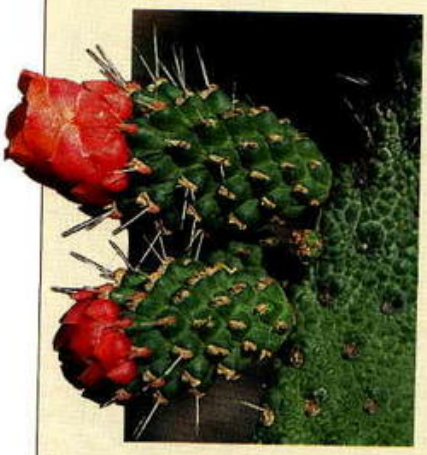
Polygonales: Polygonaceae
Polygonum pensylvanicum: caule, folha e ócrea

(E)

Caryophyllales: "Portulacaceae"
Portulaca 'sundial': flor em vista anterior

Flor em vista posterior mostrando 2 sépalas (= bractéolas)

(F)



Caryophyllales: Cactaceae
Consolea monililformis: planta florida

(G)

Caryophyllales: Amaranthaceae
Amaranthus hybridus: flor e frutos

(H)

Caryophyllales: Nyctaginaceae
Bougainvillea sp.: flores

PRANCHA 9.7 Eudicotiledôneas: Caryophyllales

maioria das espécies são chacoalhadas para fora das cápsulas eretas pelo vento ou por animais de passagem. Os utrículos secos (associados com as tépalas persistentes) de *Paronychia* provavelmente também são dispersos pelo vento. Às vezes todo o agregado de frutos secos se destaca da planta e é disperso pelo vento. Espécies como *Sagina decumbens* apresentam cápsulas que abrem apenas quando umedecidas e as sementes são dispersas pela chuva. Outras, provavelmente, são dispersas por animais, seja por transporte externo ou por ingestão acidental quando a planta é consumida.

Referências: Bittrich 1993a; Thomson 1942.

Phytolaccaceae R. Brown
(Família do umbu)

Geralmente *ervas;* caule com anéis concêntricos de feixes vasculares ou alternando anéis concêntricos de xilema e floema; presença de betalaínas; presença de saponinas triterpenóides; em geral com presença de rafídeos (de oxalato de cálcio). Pêlos geralmente simples. *Folhas alternas e espiraladas, simples, inteiras, com venação peninérvea;* estípulas ausentes. **Inflorescências indeterminadas (racemos ou espigas),** *terminais, mas parecendo laterais (e opostas às folhas).* Flores geralmente bissexuais, radiais. *Tépalas geralmente 5 e livres,* imbricadas. *Estames 10 a numerosos;* filetes livres a ligeiramente conatos; grãos de pólen tricolpados. *Carpelos 3 a numerosos, ligeira ou evidentemente conatos,* ou ocasionalmente livres; *ovário súpero, geralmente com placentação axial; estiletes ± livres;* estigmas ± lineares. *Um óvulo por lóculo,* campilótropo. Disco nectarífero freqüentemente presente. **Fruto baga;** embrião curvo; endosperma ausente, substituído por perisperma (Figura 9.47).

Fórmula floral: *, T-5-, A(10–∞), G(3–∞); baga

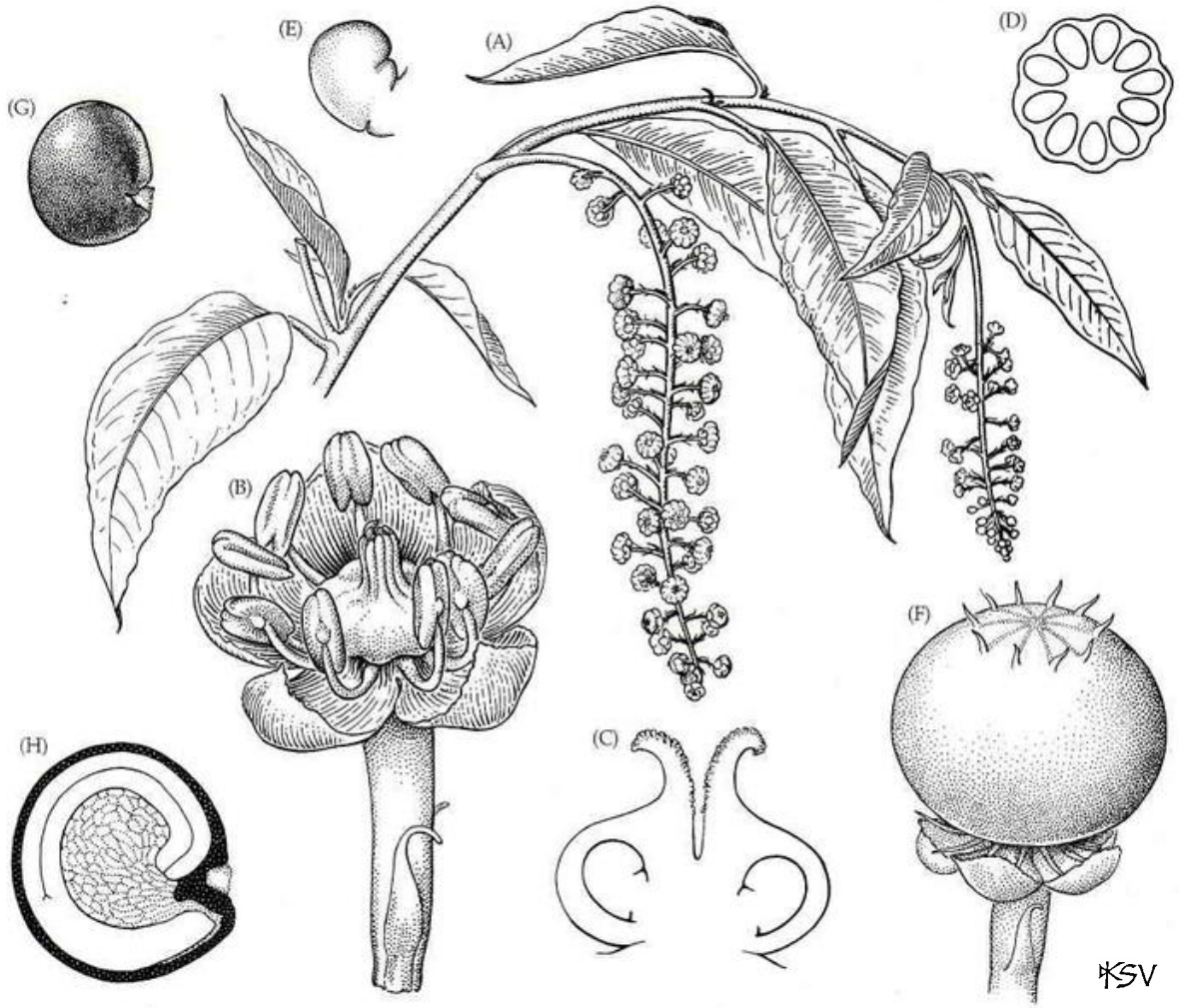


FIGURA 9.47 Phytolaccaceae. *Phytolacca americana* var. *americana*: (A) ramo com flores e frutos imaturos (× 0,7); (B) flor, estigmas ainda não receptivos (× 12); (C) gineceu com estigmas receptivos, em secção longitudinal (× 20); (D) gineceu em secção transversal, com um óvulo preenchendo cada lóculo (× 15); (E) óvulo (× 1,5); (F) baga (× 4); (G) semente (× 7); (H) semente em secção, observe o embrião curvo e perisperma (células grandes delineadas com pontos) (× 12). (Fonte: Rogers 1985, *J. Arnold Arbor.* 66: p.12.)

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais; características dos primeiros estágios sucessionais; às vezes as sementes podem permanecer viáveis no solo por décadas.

Gêneros/espécies: 4/30. ***Principais gêneros:*** *Phytolacca* (25 spp.).

Importância econômica e produtos: *Phytolacca* é venenoso, contento diversos compostos químicos mitogênicos, sejam polímeros ou de cadeia simples; a ingestão ou até o contato com a seiva deveriam ser evitados, mas folhas jovens às vezes são consumidas depois de serem fervidas repetidas vezes.

Discussão: Phytolaccaceae, como aqui circunscrita, é provavelmente monofilética. Tradicionalmente, a família tem sido definida de um modo muito mais amplo (Rogers 1985; Rohwer 1993c), resultando em um grupo polifilético de difícil caracterização (Brown e Varadarajan 1985; Manhart e Rettig 1994; Rodman 1994). *Taxa* com 4 tépalas, 4 (a numerosos) estames, carpelo único com um único óvulo basal e drupas, aquênios ou sâmaras podem ser melhor circunscritos em Petiveriaceae (p. ex., *Petiveria, Rivina, Trichostigma*). Petiveriaceae difere também de Phytolaccaceae em caracteres embriológicos e palinológicos. *Stegnosperma*, que apresenta cápsulas, sementes ariladas e flores com estaminódios petalóides, é incluída em uma família própria. Brown e Varadarajan (1985) incluíram *Gisekia* em Phytolaccaceae, como grupo-irmão dos outros gêneros, mas seqüências de *rbcL* sugerem que esse gênero é mais proximamente relacionado com Petiveriaceae.

As flores de Phytolaccaceae atraem abelhas, vespas, moscas e borboletas. Os frutos vermelhos a púrpuro-escuros (Prancha 9.7A) com freqüência são contrastantes com o colorido do eixo da inflorescência e são dispersos por aves. As sementes duradouras de *Phytolacca* provavelmente lhe permitem tomar vantagem em eventos de perturbação separados temporalmente.

Nyctaginaceae A. L. de Jussieu
(Família da buganvília ou primavera)

Ervas, arbustos ou árvores, geralmente com anéis concêntricos de feixes vasculares ou alternando anéis concêntricos de xilema e floema; presença de betalaínas; em geral com presença de rafídeos (de oxalato de cálcio). Pêlos variados. **Folhas geralmente opostas,** *simples, inteiras, com venação peninérvea;* estípulas ausentes. *Inflorescências determinadas,* terminais ou axilares. *Flores* geralmente bissexuais e radiais, *muitas vezes associadas com brácteas conspícuas de aspecto sepalóide ou petalóide.* **Tépalas** *geralmente 5,* **conatas, formando um tubo,** induplicado-valvadas a plicadas ou contortas, **região proximal do tubo (persistente e verde) diferenciada da região distal (em geral petalóide).** Estames, geralmente 5; filetes livres ou ligeiramente conatos; grãos de pólen tricolpados a poliporados. *Carpelo 1; ovário súpero (mas muitas vezes parecendo ínfero devido a sua associação com a região basal do tubo periântico freqüentemente constrita),* com placentação basal; estigma capitado. *Óvulo 1,* geralmente campilótropo. Disco nectarífero presente. **Fruto aquênio ou noz, envolvido pela região basal do perianto que é persistente, coriácea a carnosa,** *que pode apresentar 5 linhas de pêlos pegajosos, glandulares ou em forma de ganchos e, neste caso, parecendo drupa;* embrião geralmente curvo; endosperma ± ausente, substituído por perisperma (Figura 9.48).

Fórmula floral:

*, T(5), A(5), G1; aquênio, noz (com tépalas acrescentes)

Distribuição: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais.

Gêneros/espécies: 31/350. ***Principais gêneros:*** *Neea* (80 spp.), *Guapira* (60), *Mirabilis* (60), *Boerhavia* (40), *Pisonia* (40) e *Abronia* (20). Todos os gêneros citados, exceto *Neea,* junto com *Acleisanthes, Allionia, Anulocaulis, Commicarpus, Cyphomeris, Nyctaginia, Okenia* e *Tripterocalyx,* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Bougainvillea* (buganvília), *Mirabilis* (maravilha) e *Abronia* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: muitas tribos de Nyctaginaceae são reconhecidas com base em variações no hábito, arranjo das folhas, formação das brácteas, pubescência, conação dos estames, formato do estigma, morfologia do pólen e forma do embrião.

As flores de Nyctaginaceae atraem diversos polinizadores (abelhas, borboletas, mariposas e aves); o néctar é a recompensa floral. Espécies com tépalas acrescentes, coloridas e carnosas são geralmente dispersas por aves. O transporte externo do fruto ocorre nas espécies que apresentam ganchos ou glândulas pegajosas nas tépalas acrescentes. Os frutos de *Okenia* são empurrados para o solo devido a um rápido alongamento do pedicelo. As brácteas coloridas de *Bougainvillea* ficam secas e papiráceas na maturidade do fruto, promovendo a dispersão pelo vento do aquênio associado (Prancha 9.7H).

Referências: Bittrich and Kuhn 1993; Bogle 1974.

Amaranthaceae A. L. de Jussieu
(Família da quinoa e do espinafre)

Geralmente ervas ou subarbustos, às vezes suculentas; em geral com anéis concêntricos de feixes vasculares; presença de betalaínas; ocasionalmente com fotossíntese C_4; **plastídios dos elementos crivados com anel ± periférico de filamentos de proteína, mas desprovidos de cristal central de proteína.** Pêlos simples a ramificados. *Folhas alternas e espiraladas, ou opostas, simples,* geralmente inteiras ou onduladas, às vezes serradas ou lobadas, com venação peninérvea, porém freqüentemente com nervuras inconspícuas, às vezes suculentas; *estípulas ausentes;* nós às vezes engrossados. *Inflorescências determinadas, terminais e axilares.*

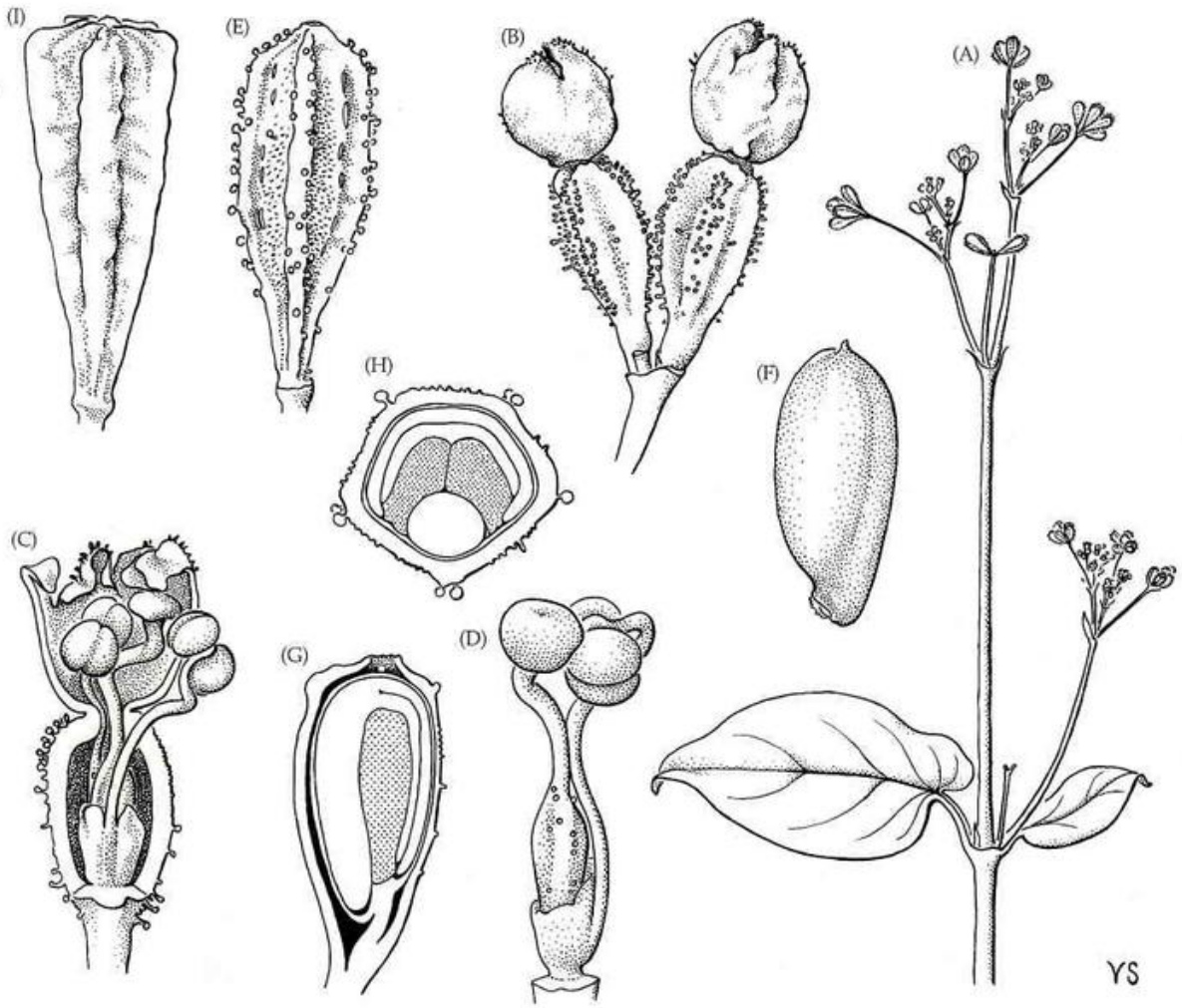


FIGURA 9.48 Nyctaginaceae. (A-H) *Boerhavia diffusa:* (A) caule florido (× 1); (B) duas flores (× 17); (C) flor em secção longitudinal (× 22); (D) gineceu e um dos quatro estames (× 36); (E) base do perianto acrescente, envolvendo o fruto (× 17); (F) aquênio (× 17); (G) base do perianto e fruto em secção longitudinal, embrião em branco e perisperma pontilhado (× 17); (H) o mesmo em secção transversal, os cotilédones acima e o hipocótilo abaixo (× 22). (I) *B. erecta:* perianto acrescente envolvendo o fruto (× 17). (Fonte: Bogle 1974, *J. Arnold Arbor.* 55: p. 24.)

Flores bissexuais ou, menos freqüentemente, unissexuais (portanto, plantas monóicas a dióicas), radiais, associadas com brácteas papiráceas, carnosas a secas e/ou bractéolas e com freqüência, densamente agregadas. *Tépalas, geralmente* 3-5, livres a ligeiramente conatas, *verdes e herbáceas a secas e papiráceas, brancas (ou avermelhadas),* imbricadas. *Estames,* 3-5, *opostos às tépalas; filetes livres, ligeiro a fortemente conatos;* anteras 2 ou 1-loculares; **grãos de pólen 7-porados a poliporados, com os poros dispersos sobre a superfície do grão.** *Carpelos geralmente 2 ou 3, conatos; ovário, geralmente súpero, com placentação basal;* estigmas 1-3, alongados a capitados. **Óvulos 1** *a poucos,* geralmente campilótropos. Disco ou glândulas nectaríferas freqüentemente presentes. *Fruto em geral aquênio, utrículo, ou cápsula circuncisa (pixídio), geralmente associado com peças periânticas e/ou bractéolas persistentes secas a carnosas;* embrião curvo a retorcido em espiral; endosperma ± ausente, substituído por perisperma (Figura 9.49; ver também Figura 4.47E).

Fórmula floral:

*, T(3–5–), A(5), G(2–3); aquênio, utrículo, cápsula 1-seminada

Distribuição e ecologia: cosmopolita e especialmente característica de ambientes alterados, áridos ou salinos.

Gêneros/espécies: 169/2.360. ***Principais gêneros:*** *Atriplex* (250 spp.), *Gomphrena* (120), *Salsola* (120), *Alternanthera* (100), *Chenopodium* (100), *Ptilotus* (100), *Suaeda* (100), *Iresine* (80), *Amaranthus* (70), *Corispermum* (60) e *Celosia* (50). Numerosos gêneros são nativos ou naturalizados nos Estados Unidos e/ou no Canadá; alguns destes são *Alternanthera, Amaranthus, Atriplex, Blutaparon, Celosia, Chenopodium, Froelichia, Iresine, Gomphrena, Grayia, Monolepis, Nitrophila, Salicornia, Salsola* e *Suaeda.*

FIGURA 9.49 Amaranthaceae. (A-H) *Chenopodium album*: (A) ápice de caule florido (× 0,5); (B) folha (× 1); (C) ápice de ramos da inflorescência (× 12); (D) flor desabrochando, filetes ainda não alongados (× 25); (E) semente (× 10); (F) fruto em vista lateral (× 10); (G) fruto em vista dorsal (× 10); (H) semente em secção, observe o embrião curvo rodeado por perisperma (pontilhado) (× 10). (I-P) *C. ambrosioides*: (I) ramos floridos (× 0,5); (J) flor bissexual (× 25); (K) óvulo (muito aumentado); (L) flor carpelada (× 15); (M) perianto acrescente envolvendo o fruto (× 10); (N) fruto (× 10); (O) semente, orientada como no fruto (× 10); (P) semente em secção, perisperma pontilhado (× 10). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 23.)

Importância econômica e produtos: as folhas e/ou raízes de algumas espécies, tais como *Beta vulgaris* (beterraba), *Spinacia oleracea* (espinafre), *Chenopodium* spp. e *Amaranthus* spp., são comestíveis. As sementes de muitas espécies sul-americanas de *Chenopodium* e *Amaranthus* (Prancha 9.7G) são utilizadas para fazer farinha. A família inclui algumas espécies ornamentais nos gêneros *Celosia, Gomphrena* (para-tudo-do-campo) e *Iresine*.

Discussão: Amaranthaceae é aqui amplamente definida e inclui Chenopodiaceae, que em geral tem sido mantida como uma família separada devido a seus estames geralmente livres (vs. ligeira a completamente conatos) e tépalas verdes, membranosas a carnosas (vs. brancas, brancas com linhas verdes, a róseas ou vermelhas e de consistência seca e papirácea). A monofilia de Amaranthaceae, como aqui circunscrita, tem sido fortemente sustentada por caracteres de sítios de restrição, seqüências de *rbcL*, seqüências de ORF2280 e morfologia (Downie e Palmer 1994a,b; Downie et al. 1997; Kadereit et al. 2003; Manhart e Rettig 1994; Rodman 1990, 1994; Rodman et al. 1984). A separação de Chenopodiaceae de Amaranthaceae é aparentemente arbitrária e resulta em uma Chenopodiaceae parafilética (Downie et al. 1997; Kadereit et al. 2003; Muller e Borsch 2005; Rodman 1990, 1994). Os gêneros *Polycnemum* e *Nitrophila* (Polycnemoideae) – tradicionalmente incluídos em Chenopodiaceae – são o grupo irmão de todas as outras Amaranthaceae s.l. Os demais gêneros pertencem a dois grandes clados, que correspondem às tradicionais Amaranthaceae (com tépalas secas/papiráceas) e Chenopodiaceae (com tépalas esverdeadas membranosas a carnosas).

As subfamílias e tribos atualmente aceitas baseiam-se no número de óvulos, na forma do embrião, no número de lóculos das anteras, na estrutura do pólen e na forma do perianto. Muitos desses grupos provavelmente não são monofiléticos. Os gêneros com tépalas papiráceas, bractéolas e estames monadelfos – *Celosia, Iresine, Froelichia, Alternanthera, Achyranthes Blutaparon, Gomprhena* e provavelmente *Amaranthus* – formam um clado. Dentro desse grupo, os gêneros com anteras uniloculares – *Froelichia, Alternanthera, Blutaparon, Gomprhena* e *Iresine* – aparentemente constituem um subclado. Tépalas ou brácteas muitas vezes carnosas e estames livres caracterizam *Atriplex, Chenopodium, Kochia, Salsola, Salicornia, Suaeda, Beta* e *Spinacia*, um clado fracamente sustentado. Os embriões espiraladamente torcidos e o perisperma reduzido de *Salsola, Suaeda* e *taxa* afins evoluíram independentemente. A fotossíntese C_4 também evoluiu muitas vezes dentro da família. Eventos de hibridização e poliploidia são comuns em alguns gêneros, levando a problemas taxonômicos em nível de espécie.

As flores em geral pequenas e densamente agrupadas de Amaranthaceae são polinizadas pelo vento ou por vários tipos de insetos; pode ocorrer tanto autopolinização quanto polinização cruzada. Os pequenos frutos e sementes secos, que estão tipicamente associados com perianto acrescente e às vezes piloso, em geral são dispersos pelo vento ou pela água. Em *Salsola*, pedaços secos da planta se destacam e são dispersos pelo vento. Umas poucas espécies formam inflorescências espinhentas que são externamente transportadas por animais. Em *Amaranthus* e *Celosia*, as sementes tendem a cair próximas da planta-mãe, mas só germinam quando o local sofre novas perturbações. Muitas sementes são acidentalmente ingeridas e dispersas por animais.

Referências adicionais: Blackwell 1977; Carolin 1983; Carolin et al. 1975; Judd and Ferguson 1999; Kühn et al. 1993; Robertson 1981; Townsend 1993.

Aizoaceae Martynov
(Família do litops ou do chorão-da-praia)

Ervas suculentas; geralmente com anéis concêntricos de feixes vasculares ou alternando anéis concêntricos de xilema e floema; presença de betalaínas; às vezes com alcalóides e rafídeos (de oxalato de cálcio); em geral com metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) ou fotossíntese C_4; presença de fitoferritina no floema. Pêlos variados. *Folhas geralmente opostas, simples, em geral inteiras e suculentas (com células translúcidas no centro da lâmina)*, com venação peninérvea, mas as nervuras ± inconspícuas, **epiderme (e caule) com muitas células grandes em formato de bexiga,** estípulas geralmente ausentes. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. Flores em geral bissexuais, radiais, **com hipanto**. *Tépalas geralmente 5*, ± conatas, imbricadas. *Estames geralmente 5 a numerosos, os mais externos modificados em estaminódios petalóides;* filetes livres a ligeiramente conatos; grãos de pólen normalmente tricolpados. Carpelos geralmente 2-5, conatos; *ovário súpero a ínfero,* **geralmente com placentação axial;** estigmas ± lineares. Óvulos 1 a numerosos por lóculo, ± anátropos a campilótropos. Disco nectarífero geralmente presente. *Fruto geralmente uma cápsula loculicida, septicida ou circuncisa,* às vezes carnoso; sementes às vezes ariladas; embrião curvo; endosperma ausente, substituído por perisperma.

Fórmula floral:

*, T(5), A5–∞ + ∞•, G(3–5); cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais; principalmente em regiões áridas ou costeiras.

Gêneros/espécies: 127/2.500. ***Principais gêneros:*** *Conophytum* (290 spp.), *Delosperma* (150), *Lampranthus* (150), *Drosanthemum* (100), *Antimima* (60), *Lithops* (35), *Mesembryanthemum* (100), *e Carpobrotus* (30). Alguns dos gêneros que ocorrem nos Estados Unidos são *Carpobrotus, Cryophytum, Cypselea, Galenia, Sesuvium, Tetragonia* e *Trianthema*.

Importância econômica e produtos: a família contém numerosos gêneros ornamentais, tais como *Lampranthus, Dorotheanthus, Mesembryanthemum, Ruschia e Carpobrotus*. Algumas espécies de *Lithops* são cultivadas como curiosidades. *Tetragonia* é utilizado na alimentação.

Discussão: a família parece ser monofilética. Bittrich e Hartmann (1988) e Klak et al. (2003) investigaram as relações intrafamiliares. As espécies com folhas muito suculentas, numerosos estames e os mais externos destes modificados em estaminódios petalóides (p. ex., Mesembryanthemoideae e Ruschioideae) formam um grupo monofilético (Hartmann 1993; Klak et al. 2003), que experimentou uma diversificação explosiva na África do Sul e na Austrália. Estas duas grandes subfamílias são irmãs de Aizooideae (*Galenia, Aizoon, Tetragonia*), que apresenta folhas ligeiramente suculentas e ramos laterais acessórios. Todas as três subfamílias apresentam cápsulas de deiscência explosiva (Bittrich 1990; Klak et al. 2003). *Sesuvium* e *taxa* afins (Sesuvioideae) provavelmente formam um clado, com base nas cápsulas de deiscência circuncisa e sementes ariladas e são o grupo-irmão de todos os outros integrantes da família. As delimitações genéricas têm variado consideravelmente, sendo que alguns sistematas incluem quase todas as espécies de Mesembryanthemoideae em um grande gênero *Mesembryanthemum*.

Aizoaceae apresenta muitas adaptações para ambientes extremamente áridos. Células em formato de bexiga na epiderme foliar e caulinar retêm água, e as próprias folhas são suculentas. Às vezes, a planta consiste em um único par de folhas opostas e quase esféricas. Em alguns gêneros (p. ex., *Lithops*), apenas uma pequena porção foliar é exposta acima do nível do solo e as células com clorofila estão restritas a uma fina camada nos lados ou na base das folhas, que são quase cilíndricas. Tais folhas são na verdade bractéolas e a planta adulta consiste em uma inflorescência duradoura. Esses e outros marcantes caracteres são provavelmente adaptações para ambientes de luz intensa.

As flores de Aizoaceae são geralmente vistosas e atraem abelhas, vespas, borboletas, moscas e coleópteros. As pequenas sementes são dispersas pelo vento ou pela água; em alguns gêneros, as cápsulas somente abrem quando umedecidas.

Referências adicionais: Bittrich and Struck 1989; Bogle 1970.

"Portulacaceae" A. L. de Jussieu (Família da onze-horas)

Geralmente ervas ± suculentas; em geral com células de mucilagem; presença de betalaínas; às vezes com metabolismo ácido das crassuláceas (CAM); fitoferritina presente no floema. Pêlos geralmente simples. *Folhas opostas ou alternas e espiraladas, simples,* inteiras, com venação peninérvea, nervuras ± inconspícuas; *estípulas geralmente presentes, com freqüência escariosas ou tufos de pêlos curtos a alongados.* Inflorescências determinadas, às vezes parecendo indeterminadas ou reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. Flores geralmente bissexuais e radiais, *em geral associadas com 4 bractéolas, as duas mais internas sepalóides. Tépalas geralmente 4-6, ocasionalmente numerosas, petalóides,* livres a ligeiramente conatas, imbricadas. *Estames geralmente 4-6, opostos às tépalas,* mas às vezes menos ou *mais numerosos;* filetes livres ou ligeiramente adnatos às tépalas; grãos de pólen tricolpados a policolporados ou poliporados. Carpelos geralmente 2 ou 3, conatos; ovário súpero a ± ínfero, com placentação ± central-livre a basal; estigmas normalmente lineares. Óvulos numerosos a 1 por gineceu, anátropos a campilótropos. Presença de nectários individuais ou de disco nectarífero. *Fruto cápsula loculicida ou circuncisa;* sementes às vezes ariladas; embrião curvo; endosperma ausente, substituído por perisperma (Figura 9.50).

Fórmula floral:

*, 2[brácteas], T4–6 (–∞), A4–∞, G(2–3); cápsula

Distribuição: amplamente distribuída em regiões tropicais e temperadas; especialmente diversa no Oeste dos Estados Unidos e nos Andes, na América do Sul.

Gêneros/espécies: 20/450. ***Principais gêneros:*** *Portulaca* (125 spp.), *Cistanthe* (35), *Phemeranthus* (30), *Claytonia* (30), *Lewisia* (16) *e Talinum* (15). Muitos gêneros são comuns nos Estados Unidos e/ou no Canadá, incluindo os supracitados, e *Montia* e *Talinopsis*.

Importância econômica e produtos: folhas e caules jovens de *Portulaca oleracea* são ocasionalmente consumidos. Muitas espécies de *Portulaca* (onze-horas), *Talinum, Phemeranthus, Lewisia* e *Calandrinia* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia de Portulacaceae tem sido freqüentemente questionada, seja em relação à separação de duas pequenas famílias, Basellaceae e Didiereaceae (caracteres morfológicos; Rodman 1990, 1994); em relação a sua separação de Cactaceae (seqüências de DNA; Edward et al. 2005; Hershkovitz e Zimmer 1997), ou em relação à localização conflitante dos gêneros *Portulaca* e *Claytonia* (sítios de restrição de cpDNA; Downie e Palmer 1994a,b). Análises cladísticas baseadas em seqüências de *ndhF* e *matK* sugerem fortemente que a família é parafilética, embora muitos detalhes das relações internas ainda não estejam claros (Applequist e Wallace 2001; Hilu et al. 2003). Portulacaceae poderá eventualmente ser separada em três famílias: um clado *Anacampseros* + *Portulaca* + *Talinum* (inclindo Cactaceae, diagnosticado pela parede do fruto fortemente separada em duas camadas e pela presença de pêlos axilares, ver também Carolin 1987, 1993; Hershkovitz e Zimmer 1997; Nyffeler 2007), um clado contendo *Portulacaria* + *Ceraria* (incluindo Didiereaceae, principalmente dióico, incluindo plantas lenhosas com frutos geralmente indeiscentes e unisseminados, ver Stevens 2001 e versões posteriores) e um clado contendo *Cistanthe* + *Claytonia* + *Montia* + *Lewisia* + *Phemeranthus* + *Calandrinia* (ervas com folhas invaginantes). Basellaceae deve representar uma outra linhagem. São necessários mais estudos neste grupo problemático; a circunscrição tradicional da família é aqui mantida com base nas flores associadas com um par (às vezes mais) de bractéolas sepalóides.

Muitos gêneros (p. ex., *Claytonia, Lewisia, Montia, Portulaca*) apresentam uma ampla variação no número cromossômico, o que sugere uma complexa história evolutiva envolvendo poliploidia seguida de aneuploidia (ver Capítulo 4).

FIGURA 9.50 Portulacaceae. (A-H) *Portulaca oleracea*: (A) ramo florido e frutificando (× 0,75); (B) flor em secção longitudinal (× 9); (C) fruto quase maduro envolvido por sépalas acrescentes (× 4,5); (D) o mesmo, com as sépalas removidas (× 7); (E) base da cápsula circuncisa após a deiscência, com funículos basais (× 7); (F) parte superior do fruto após a deiscência, com as sépalas acrescentes maduras (× 7); (G) semente (× 35); (H) embrião curvo (× 35). (I-M). *P. pilosa*: (I) ramo florido e frutificando (× 0,5); (J) botão floral (× 12); (K) flor (× 6); (L) perianto murcho aderido à parte superior da cápsula circuncisa (× 1,5); (M) base da cápsula após a deiscência, com sementes aderidas à placenta (× 1,5). (Fonte: Bogle 1969, *J. Arnold Arbor.* 50: p. 572.)

As flores de Portulacaceae (Prancha 9.7E) geralmente abrem em plena luz do sol e por um curto período de tempo; abelhas, moscas, coleópteros e borboletas visitam as flores à procura de néctar. O período e a duração da florada diferem entre as espécies relacionadas (isolamento reprodutivo). As pequenas sementes são dispersas pelo vento e pela água. Aquelas com arilos duros devem ser dispersas por formigas.

Referências adicionais: Bogle 1969; Nyananyo 1990.

Cactaceae A. L. de Jussieu
(Família dos cactos)

Ervas até árvores, caule suculento e **espinhoso; ramos diferenciados, ramos longos** *geralmente suculentos (e cilíndricos, cônicos, globosos ou achatados, freqüentemente com arestas ou articulados)* **produzindo folhas fotossintéticas** *(embora estas geralmente sejam reduzidas e decíduas), ou carecendo de folhas,* **e caules curtos (aréolas) produzindo espinho ou conjuntos de espinhos** *e freqüentemente pêlos irritantes (gloquídeos);* com metabolismo ácido das crassuláceas (CAM); *epiderme do caule geralmente com estômatos;* fitoferritina presente no floema; freqüentemente com alcalóides ou saponinas triterpenóides; presença de betalaínas. *Folhas dos ramos longos alternas e espiraladas, simples, inteiras, com venação peninérvea ou inconspícua, geralmente reduzidas a ausentes;* **folhas dos ramos curtos modificadas em espinhos;** estípulas ausentes. *Inflorescências* determinadas, mas geralmente *reduzidas a uma flor solitária, terminais, mas com as flores inseridas no ápice de um ramo modificado (e, portanto, parecendo axilares).* Flores geralmente bissexuais, radiais a ligeiramente bilaterais, **com hipanto curto a alongado,** *e quase sempre ontogeneticamente modificadas, com o ovário rodeado pelo ápice de um caule modificado, assim a região externa do ovário e o hipanto apresentam aréolas com espinhos.* **Tépalas numerosas e em arranjo espiralado,** *geralmente livres, petalóides ou as mais externas sepalóides e as mais internas petalóides,* imbricadas. **Estames numerosos;** grãos de pólen tricolpados a policolpados ou poliporados. Carpelos 3 a numerosos, conatos; *ovário quase sempre ínfero,* mas em algumas espécies de *Pereskia* semi-ínfero ou até súpero, *quase sempre com placentação parietal,* mas em *Pereskia* ± basal; estigmas 3 a numerosos, alongados e radiais. Óvulos numerosos, geralmente campilótropos. Nectário, um anel na superfície interna do hipanto. **Fruto baga,** *com a região externa portando nós e entrenós e geralmente com espinhos e/ou gloquídeos nas areólas;* semente às vezes coberta por um arilo duro; embrião geralmente curvo; endosperma ausente, mas perisperma às vezes presente (Figura 9.51; ver também Figura 4.47F).

Fórmula floral:

* ou X, T-$\underbrace{\infty}$, A$\underbrace{\infty}$, G$\overline{\underbrace{3-\infty}}$; baga

Distribuição e ecologia: principalmente nas Américas do Norte e do Sul, mas *Rhipsalis* ocorre na África tropical, e muitas espécies de *Opuntia* foram introduzidas na África, Austrália e Índia. São plantas características de desertos e regiões áridas, mas às vezes ocorrem como epífitas em florestas.

Gêneros/espécies: 100/1.400. ***Principais gêneros:*** *Mammilaria* (170 spp.), *Opuntia* (150), *Echinopsis* (70), *Cleistocactus* (50), *Echinocereus* (50), *Rhipsalis* (50) e *Cereus* (40, ou muitas mais, dependendo da autoridade e critérios taxonômicos adotados). Muitos gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá, incluindo *Acanthocereus, Carnegia, Consolea, Cylindropuntia, Echinocactus, Echinocereus, Ferocactus, Grusonia, Harrisia, Lophophora, Mammilaria, Neolloydia, Opuntia, Pediocactus, Pilosocereus, Sclerocactus* e *Thelocactus.*

Importância econômica e produtos: os frutos de muitas espécies de *Opuntia* são consumidos. Quase todos os gêneros são cultivados como ornamentais; alguns dos mais comuns são *Opuntia, Carnegia, Cereus, Echinopsis, Epiphyllum, Hylocereus, Mammilaria, Melocactus, Rhipsalis* e *Schlumbergera* (flor-de-maio). *Lophophora* contém o alcalóide mescalina e é alucinógeno.

Discussão: a monofilia da família é sustentada por numerosos caracteres morfológicos, uma inversão de 6 kb no cpDNA (R. Wallace, com. pess.) e dados de seqüências de DNA (Edwards et al. 2005). *Pereskia* é parafilético e originou todas as outras Cactaceae (Edwards et al. 2005; Nyffeler 2002). *Pereskia* retém numerosos estados de caráter plesiomórficos: caules não-suculentos, folhas bem desenvolvidas e persistentes, inflorescências cimosas, muitos estiletes e, pelo menos em algumas espécies, ovário súpero com placentação basal. Todos esses estados de caráter estão ausentes nos outros integrantes da família. Um grupo de oito espécies de *Pereskia* (= *Rhodocactus*) da região Caribenha é o grupo-irmão de todos os outros cactos; eles carecem de estômatos no caule. O resto da família (incluindo as demais espécies de *Pereskia*, que são principalmente sul-americanas) forma um clado que é caracterizado pela presença de estômatos no caule e pela formação tardia de casca, o que promoveu a evolução de fotossíntese no caule (Edwards et al. 2005).

A maioria das espécies de Cactaceae está inserida ora em Opuntioideae ora em Cactoideae, e estas subfamílias formam um clado sustentado pela presença de flores solitárias inseridas no ápice de um caule e pela presença de ovário ínfero (ovários ínferos evoluíram independentemente em um grupo de espécies de *Pereskia*). Opuntioideae (p. ex., *Opuntia, Consolea* e *taxa* afins) é monofilética e sustentada por sinapomorfias como a presença de gloquídeos (pêlos semelhantes a espinhos) nas aréolas (Prancha 9.7F), testa da semente coberta por um arilo duro e caracteres de cpDNA. A monofilia de Cactoideae, um complexo enorme que contém mais de três quartos das Cactaceae, é sustentada pela extrema redução ou ausência completa de folhas, o característico hilo das sementes e uma deleção no íntron *rpoC1* no genoma do cloroplasto (Nyffeler 2002). Muitas espécies de Cactoideae apresentam caules costados, outra apomorfia. A família é taxonomicamente difícil, com problemas na delimitação de gêneros e espécies.

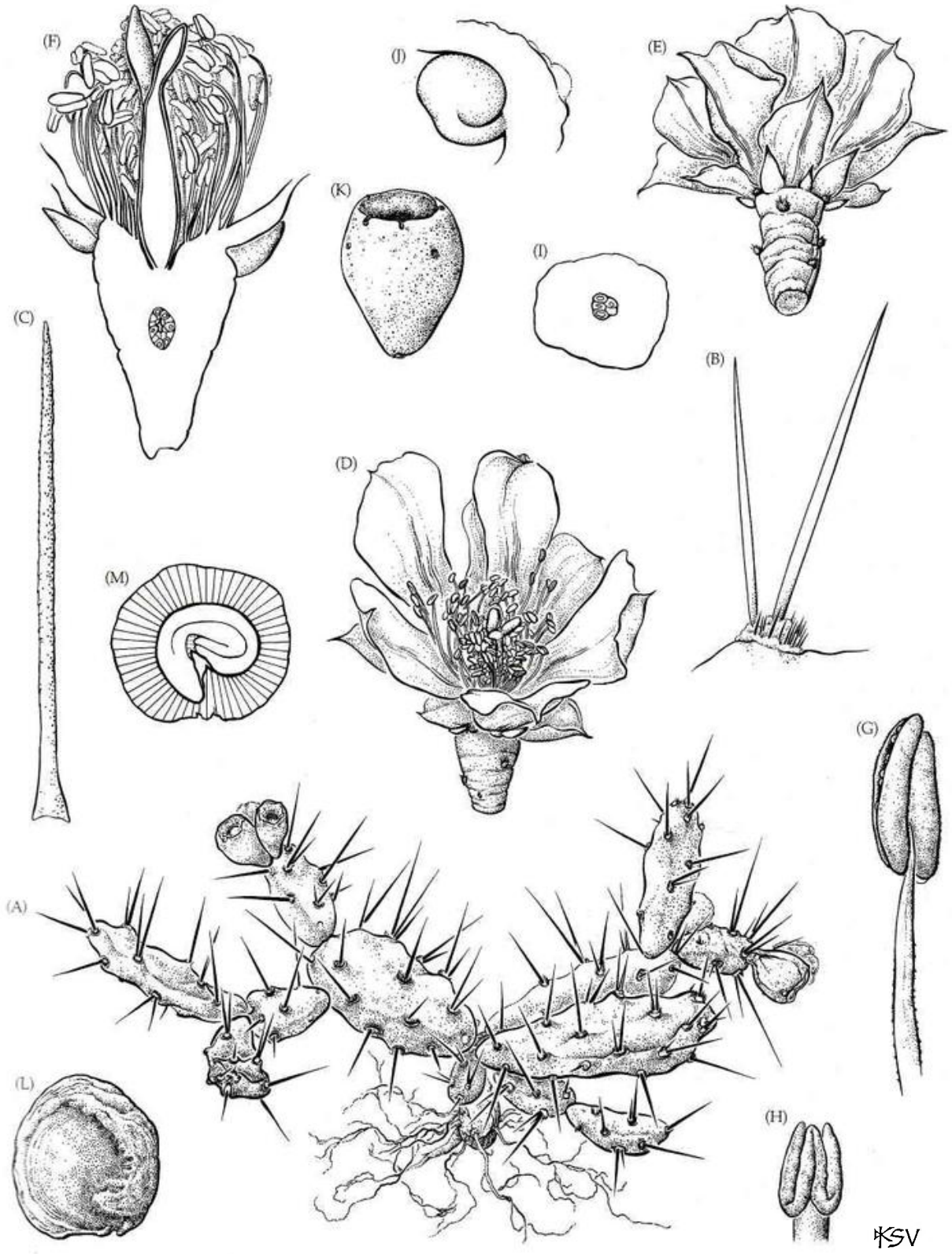


FIGURA 9.51 Cactaceae. *Opuntia pusilla*: (A) planta com frutos imaturos (× 0,5); (B) aréola com espinhos e gloquídeos (× 2); (C) gloquídeo (× 30); (D) flor (× 1); (E) face ventral da flor, inserida no ápice de um caule com aréolas (× 1); (F) flor em secção longitudinal (× 2); (G) estame (× 14); (H) estigmas não-expandidos (× 4); (I) ovário em secção transversal (× 2); (J) óvulo (muito aumentado); (K) baga (× 1); (L) semente, rodeada por arilo duro (× 7); (M) semente em secção, observe o embrião curvo (× 7). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 73.)

Chave para as principais famílias de Polygonineae

1. Plantas carnívoras, com folhas muito modificadas em forma de jarras, armadilhas, ou cobertas de pêlos pegajosos 2
1. Plantas não-carnívoras. 3
2. Folhas modificadas em forma de jarras; flores unissexuais; filetes completamente conatos, formando um tubo; placentação axial. . . . . Nepenthaceae
2. Folhas modificadas como armadilhas que se fecham rapidamente ou cobertas com pêlos pegajosos; flores bissexuais, filetes livres ou ligeiramente conatos; placentação basal ou parietal . . . . **Droseraceae**
3. Presença de estípulas, fusionadas ao redor do caule, na região nodal (isto é, uma ócrea); 2 ou 3 carpelos . . . . . **Polygonaceae**
3. Estípulas ausentes ou, se presentes, não como acima (isto é, ausência de ócrea); 5 carpelos . . . . Plumbaginaceae

As vistosas flores de Cactaceae são extremamente variáveis em forma e colorido e são visitadas por diversos insetos (abelhas, moscas, mariposas Sphingidae), aves e morcegos, que são atraídos pelo pólen e pelo néctar. Predomina a polinização cruzada. As bagas são dispersas por aves e mamíferos, mas alguns gêneros (p. ex., *Cereus*) são ao menos parcialmente dispersos por formigas, que são atraídas pelos funículos carnosos das sementes. Os frutos de algumas espécies são espinhosos, o que promove o transporte externo por mamíferos; outras apresentam caules articulados que se quebram facilmente quando tocados.

Os cactos apresentam numerosas adaptações para ambientes secos. Apresentam um hábito especializado com ramos dimórficos e folhas reduzidas; alguns caules são fotossintéticos e apresentam tecidos que estocam ou acumulam água e outros apresentam folhas reduzidas e modificadas como espinhos protetores. O metabolismo CAM permite que os estômatos abram à noite (o que economiza água) de modo a captar o dióxido de carbono que é estocado na forma de ácido málico e utilizado na fotossíntese durante o próximo dia. Os cactos apresentam um denso e abrangente sistema de raízes, uma raiz pivotante profunda bem como caules com cutícula espessa e epiderme com estômatos em criptas (Edwards e Donoghue 2006).

Referências adicionais: Anderson 2001; Barthlott and Hunt 1993; Benson 1982; Boke 1964; Leins and Erbar 1994.

Droseraceae Salisbury
(Família da drósera)

Ervas insetívoras, às vezes subarbustivas. Pêlos pedunculados, glandulares, secretores de mucilagem e geralmente contendo xilema. *Folhas* geralmente alternas e espiraladas, **adaxialmente circinadas,** simples, com venação inconspícua, **lâmina sensitiva** *formando uma armadilha ou coberta com pêlos conspícuos tentaculares secretores de mucilagem; os insetos capturados nas armadilhas ou nos pêlos pegajosos são digeridos;* estípulas presentes ou ausentes. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais. Flores bissexuais, radiais. Sépalas geralmente 5, ligeiramente conatas, imbricadas. *Pétalas em geral 5, livres,* convolutas. Estames geralmente 5, às vezes numerosos; filetes livres ou ligeiramente conatos; **grãos de pólen triporados a poliporados,** liberados em tétrades. *Carpelos geralmente 3, conatos; ovário súpero, com placentação basal ou parietal;* estigmas variados. Óvulos 3 a numerosos. Fruto cápsula loculicida (Figura 9.52).

Fórmula floral: *, K(5), C5, A(5), G(3); cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída, comum em áreas úmidas, pobres em nutrientes e com solos ácidos.

Gêneros/espécies: 3/109. ***Principal gênero:*** *Drosera* (107 spp.). *Drosera* e *Dionaea* ocorrem nos Estados Unidos e no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Dionaea muscipula* (caça-moscas) e várias espécies de *Drosera* (drósera) são ocasionalmente cultivadas como curiosidades.

Discussão: as relações filogenéticas dentro de Droseraceae têm sido estudadas por Williams et al. (1994), Cameron et al. (2002) e Rivadavia et al. (2003). Os dois pequenos gêneros com armadilhas, *Dionea* e *Aldrovanda*, são o grupo-irmão do grande gênero *Drosera*, que apresentam folhas cobertas por pêlos pedunculados, glandulosos e pegajosos. *Drosera* apresenta placentação parietal, o que constitui uma condição derivada na família. *Drosophyllum* é muito similar a *Drosera* e tem sido freqüentemente considerado parte de Droseraceae, mas apresenta folhas não sensitivas e abaxialmente circinadas, e hoje é incluída em uma família própria (Kubitzki 2003a,b).

As flores brancas a púrpuras de Droseraceae geralmente são polinizadas por insetos; a polinização cruzada é promovida pela presença de protandria, mas pode acontecer autopolinização quando as flores se fecham no final do dia. As pequenas sementes provavelmente são dispersas pelo vento ou pela água. A reprodução assexual ocorre por meio da produção de propágulos a partir de inflorescências ou de folhas destacadas da planta.

Dionea é bem conhecida por suas folhas-armadilha com lâminas articuladas, sendo cada metade da lâmina equipada com pêlos sensitivos (homólogos aos pêlos glandulares de

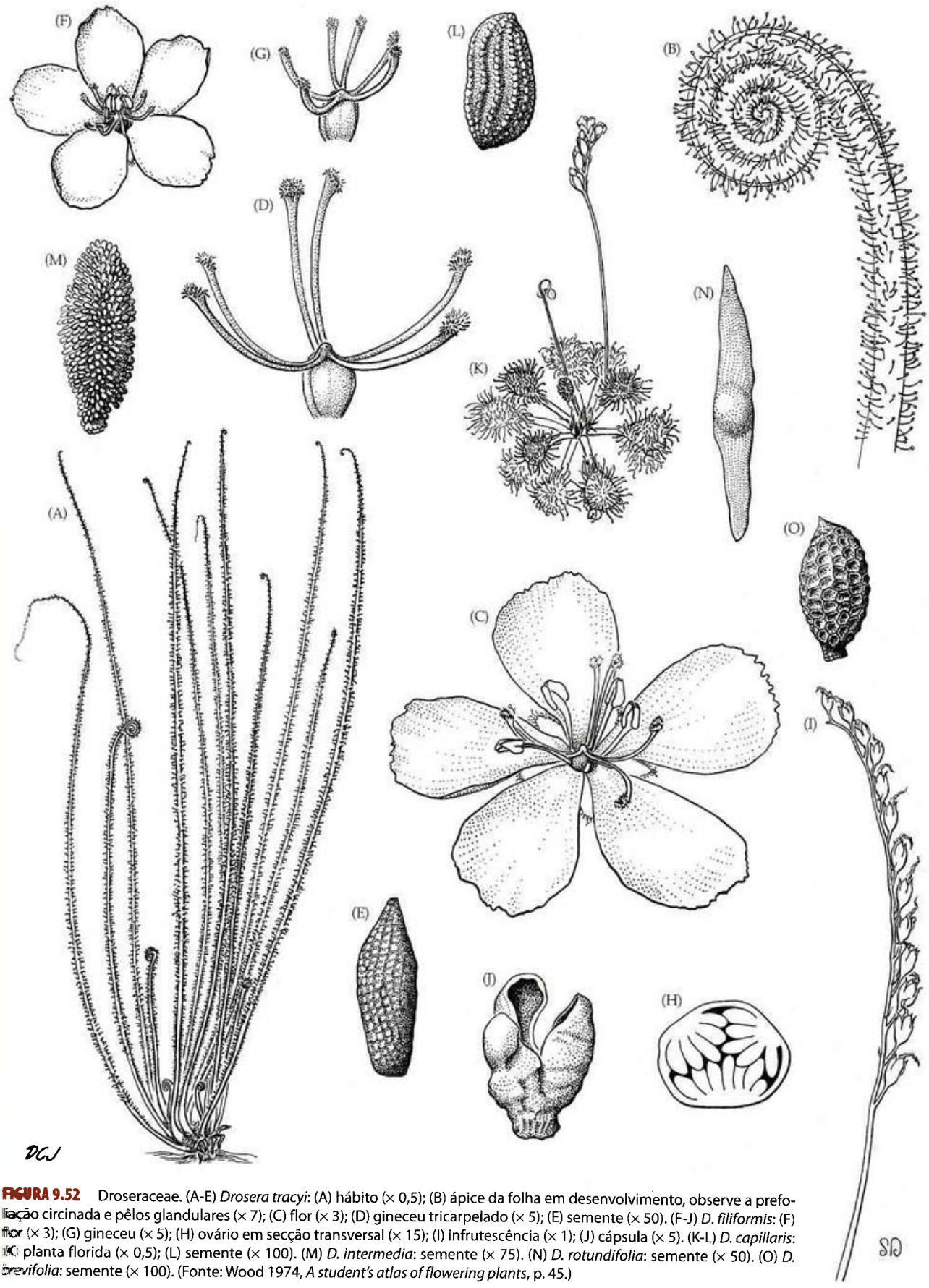


FIGURA 9.52 Droseraceae. (A-E) *Drosera tracyi*: (A) hábito (× 0,5); (B) ápice da folha em desenvolvimento, observe a prefoliação circinada e pêlos glandulares (× 7); (C) flor (× 3); (D) gineceu tricarpelado (× 5); (E) semente (× 50). (F-J) *D. filiformis*: (F) flor (× 3); (G) gineceu (× 5); (H) ovário em secção transversal (× 15); (I) infrutescência (× 1); (J) cápsula (× 5). (K-L) *D. capillaris*: (K) planta florida (× 0,5); (L) semente (× 100). (M) *D. intermedia*: semente (× 75). (N) *D. rotundifolia*: semente (× 50). (O) *D. brevifolia*: semente (× 100). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 45.)

Drosera). Quando esses pêlos são estimulados, o estímulo é rapidamente transmitido para a articulação da folha, iniciando o fechamento da lâmina. Assim, insetos que pousam nas coloridas lâminas foliares serão provavelmente capturados por pêlos marginais sobrepostos e serão digeridos por enzimas secretadas por pequenas células na superfície da lâmina. Em *Drosera*, pequenos insetos ficam aderidos na mucilagem secretada por pêlos glandulares e tentaculares que cobrem a superfície da folha. Os pêlos se curvam, pressionado o inseto contra a lâmina foliar, que também se curva para envolver a presa. Ambos os movimentos envolvem alongamento celular, portanto o número de vezes que a folha pode capturar insetos é limitado.

Referências adicionais: Albert et al. 1992; Fagerberg and Allain 1991; Sibaoka 1991; Williams 1976; Wood 1960.

Polygonaceae A. L. de Jussieu
(Família do novateiro)

Ervas, arbustos, árvores ou lianas; nós muitas vezes engrossados; em geral com taninos; freqüentemente com ácido oxálico. Pêlos variados. *Folhas geralmente alternas, simples e espiraladas,* em geral inteiras, venação peninérvea; **estípulas presentes e conatas em uma bainha freqüentemente fina (ou ócrea) ao redor do caule** (ausentes em *Eriogonum*). Inflorescências indeterminadas ou determinadas, terminais ou axilares. Flores geralmente bissexuais, às vezes unissexuais (e então plantas geralmente dióicas), radiais. **Perianto** *de 6 tépalas,* geralmente petalóides, *às vezes diferenciadas, com 3 sépalas e 3 pétalas,* ou **5 tépalas** (2 com as margens para fora do botão, 2 com as margens para o interior do botão e 1 com uma margem interna e outra externa, isto é, estivação quincuncial), livres a ligeiramente conatas, *persistentes.* Estames geralmente 5-9; filetes livres a ligeiramente conatos; grãos de pólen em geral tricolporados a poliporados. *Carpelos geralmente 2 ou 3, conatos; ovário súpero com placentação basal;* estigmas pontuados, capitados a ± partidos. *Óvulo 1,* geralmente **ortótropo.** Nectário, um disco ao redor da base do ovário, ou glândulas pareadas associadas com os filetes. *Fruto aquênio ou núcula, com freqüência* **anguloso** *e associado com as peças periânticas acrescentes (secas ou carnosas), estas às vezes com diversos tipos de projeções;* embrião reto a curvo (Figura 9.53).

Fórmula floral:

*, T(5–6), A(6–9), G(2–3); aquênio

Distribuição: amplamente distribuída; comum principalmente em regiões temperadas do Hemisfério Norte.

Gêneros/espécies: 43/1.100. ***Principais gêneros:*** *Eriogonum* (250 spp., parafilético), *Rumex* (200), *Polygonum* (160, parafilético) e *Coccoloba* (120). Além dos gêneros citados, *Antigonon, Chorizanthe, Fallopia, Nemacaulis, Oxytheca, Oxyria, Polygonella* e *Stenogonum* também ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: As sementes de *Fagopyrum* fornecem farinha, enquanto várias espécies de *Coccoloba* apresentam frutos comestíveis. Os pecíolos de *Rheum* (ruibarbo) são comestíveis, assim como as folhas de algumas espécies de *Rumex*. Alguns poucos gêneros contêm espécies ornamentais, incluindo *Antigonon* e *Coccoloba*. Muitas espécies de *Rumex* e *Polygonum* (possivelmente incluindo *Persicaria* e *Polygonella*) são pragas de lavouras.

Discussão: Polygonaceae é monofilética (Lamb Frye e Kron 2003) e facilmente reconhecível por suas características ócreas (Prancha 9.7D; ver Descrição); as relações dentro do grupo precisam de estudos adicionais. As espécies de *Eriogonum* diferenciam-se por carecer de ócreas; elas geralmente apresentam folhas verticiladas ou opostas e inflorescências claramente determinadas. A presença de estivação quincuncial é característica de muitos gêneros (p. ex., *Polygonum, Coccoloba, Fagopyrum* e *Antigonon*), enquanto outros (p. ex., *Rumex, Eriogonum*) apresentam seis peças periânticas.

As flores da maioria das Polygonaceae são pequenas, apresentam tépalas brancas a vermelhas e são polinizadas por diversos insetos, especialmente abelhas e moscas. As flores de *Rumex* são pêndulas, esverdeadas, apresentam estigma dividido e expandido e são polinizadas pelo vento. Com freqüência, os frutos estão associados com tépalas persistentes que auxiliam na dispersão pelo vento e pela água. Em *Rumex*, as tépalas do verticilo interno se expandem e formam asas membranáceas, enquanto em *Triplaris* e *Ruprechtia* as tépalas do verticilo externo apresentam forma de asa. Às vezes o próprio aquênio é alado, tal como acontece em *Rheum* e *Fagopyrum*. Em *Polygonum virginianum*, os aquênios são ejetados para fora da planta; além disso, o estilete é persistente e apresenta o ápice com aspecto de gancho recurvado, promovendo o transporte externo em pêlos ou roupas. Em *Coccoloba*, as sépalas persistentes são carnosas e rodeiam completamente o aquênio; o fruto simula uma drupa e é disperso por aves.

Referências adicionais: Brandbyge 1993; Ronse Decraene and Akeroyd 1988; Ronse de Craene et al. 2004; Graham and Wood 1965.

Santalales

Santalales é aparentemente monofilética com base na presença de poliacetilenos, raízes sem pêlos radiculares, frutos indeiscentes, 1-seminados e sementes com a testa reduzida/comprimida; a monofilia também é sustentada por seqüências de *rbcL, atpB, matK* e seqüências de 18S rDNA (Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; Nickrent e Soltis 1995; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 2000, 2003). Os estames são opostos às pétalas na maioria das espécies. Em muitos *taxa*, as raízes normais são substituídas por haustórios, que são complexos na estrutura e no desenvolvimento. As flores variam desde pequenas e desprovidas de perianto (p. ex., as flores estaminadas de *Misodendrum*) a grandes e coloridas (muitas Loranthaceae). O ovário em muitos *taxa* é ínfero.

A circunscrição da ordem e a delimitação das famílias dentro dela têm sido problemáticas. Recentes estudos moleculares prometem esclarecer substancialmente a situação (ver referências de Nickrent e o *web site* http://www.science.

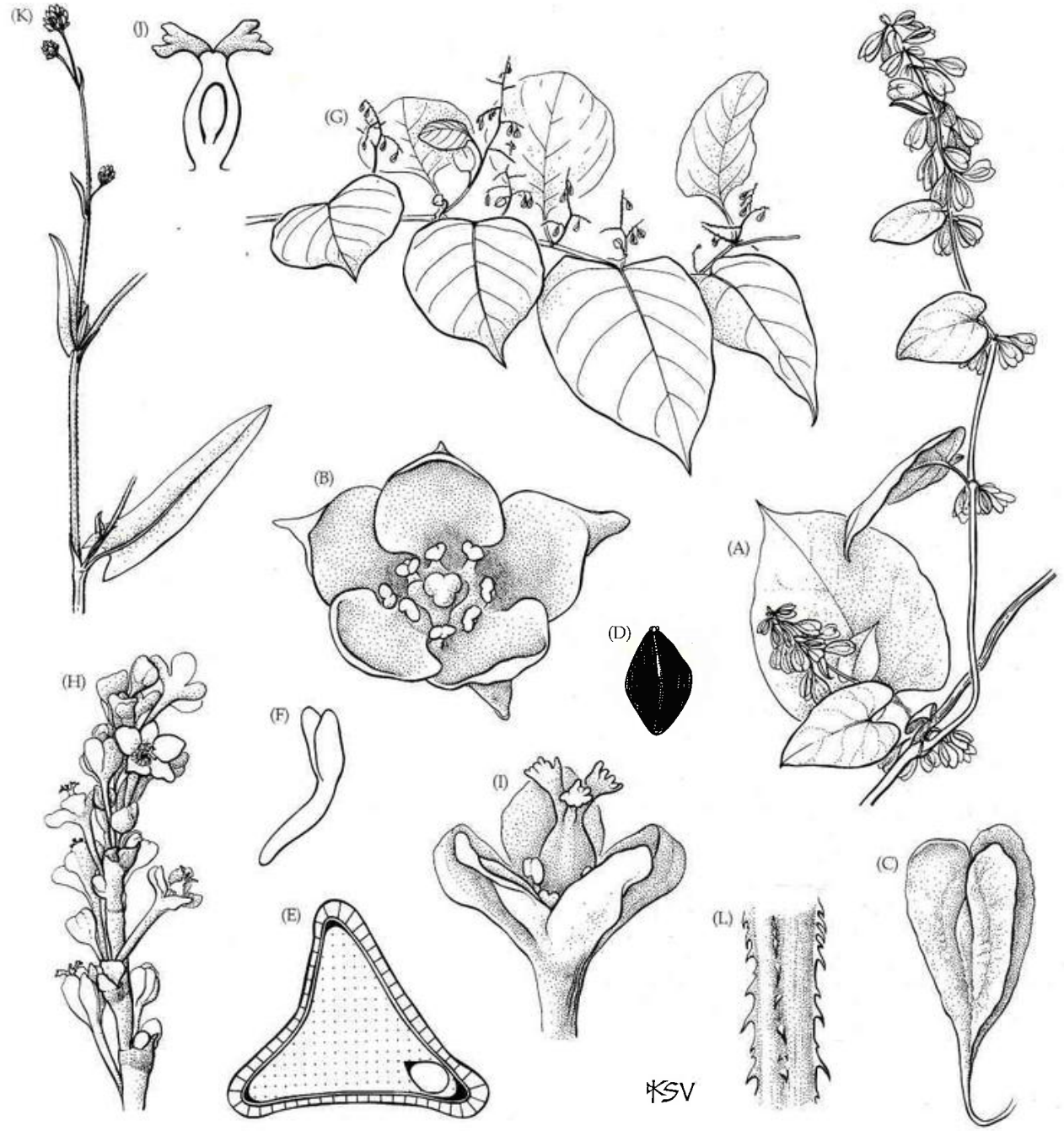


FIGURA 9.53 Polygonaceae. (A-F) *Polygonum scandens*: (A) ramos com frutos (× 1); (B) flor (× 15); (C) perianto acrescente envolvendo o aquênio (× 4); (D) aquênio (× 5); (E) aquênio em secção transversal, observe o embrião (abaixo, à direita) e endosperma (pontilhado) (× 20); (F) embrião (muito aumentado). (G-J) *P. cuspidatum*: (G) ramos com frutos (× 0,25); (H) ápice da inflorescência (× 5); (I) flor (× 15); (J) gineceu em secção longitudinal, com óvulo ortótropo, basal (×15). (K-L) *P. sagittatum*: (K) ramo florido, com uma ócrea em cada nó (× 1); (L) caule com acúleos retrosos (× 4). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 22.)

siu.edu/parasitic-plant/index.html). O número de famílias é incerto. Aqui seguimos o APG (2003), no entanto a filogenia de Nickrent e Malecot (http://www.science.siu.edu/parasitic-plants/Santalales.IPWC/Santalales.tree.JPEG) também deveria ser consultada. Reconhecemos 8 famílias, incluindo "Olacaceae", Misodendraceae, Schoepfiaceae, **Loranthaceae,** Opiliaceae e **Santalaceae** (incluindo Viscaceae). "Olacaceae" é parafilética, mas as relações internas são tão pouco claras que não é possível dividi-la. Viscaceae e Loranthaceae foram historicamente combinadas como subfamílias de uma única

Chave para as famílias de Santalales

1. Folhas alternas; flores geralmente bissexuais, presença de sépalas e pétalas; cálice não reduzido, com lobos livres ou fusionados; ovário compartimentado na base; óvulos com 1 ou 2 tegumentos; sementes com testa fina; parasitas de raízes ou não . . . . . "Olacaceae"
1. Folhas alternas ou opostas; flores bissexuais ou unissexuais; cálice reduzido ou ausente; ovário unilocular; óvulos sem tegumentos; sementes sem testa; sempre parasíticas 2
2. Ovário súpero; tépalas presentes somente nas flores carpeladas; fruto núcula com estaminódios plumosos; parasitas no caule de *Nothofagus*. . . . . Misodendraceae
2. Ovário ínfero; parasitas de caules ou de raízes 3
3. Sépalas reduzidas (presentes como um calículo); ausência de tecido glandular entre o ovário e os estames; fruto drupa unisseminado, baga ou sâmara. 4
3. Sépalas ausentes; presença de tecido glandular (um disco) entre o ovário e os estames 5
4. Fruto baga unisseminada e viscosa ou sâmara . . . . . **Loranthaceae**
4. Fruto drupa não-viscosa . . . . . Schoepfiaceae
5. Folhas secas finamente tuberculadas com cistólitos; todas parasitas de raiz . . . . . Opiliaceae
5. Folhas secas sem cistólitos; parasitas de caule e de raiz . . . . . **Santalaceae**

família (Loranthaceae), mas evidências mais recentes sustentam sua separação e a inclusão de Viscaceae em Santalaceae. O epifitismo evolui mais de uma vez dentro do grupo. Balanophoraceae, um grupo estranho de parasitas obrigatórios, também pode estar aqui incluído.

A melhor discussão da biologia desse grupo de plantas é o clássico livro *Biology of parasitic flowering plants* (Kuijt 1969).

Referências adicionais: Kuijt 1982; Nickrent 1996; Nickrent and Duff 1996; Nickrent et al. 1998; Wiens and Barlow 1971.

Loranthaceae A. L. de Jussieu
(Família da erva-de-passarinho)

Parasitas de caule, exceto por *Nuytsia*, *Gaiodendron* e *Atkinsonia*, que são parasitas de raízes; *raízes modificadas formando haustórios;* ramos cilíndricos, comprimidos ou quadrangulares. Pêlos simples. Folhas opostas ou subopostas, simples, inteiras, com venação peninérvea, com ou sem pecíolo, estípulas ausentes. Flores solitárias ou em vários tipos de inflorescências com flores dispostas individualmente ou em grupos de 3, com ou sem brácteas e bractéolas; com ou sem pedicelos; formando umbelas, corimbos, racemos, espigas ou glomérulos. Flores geralmente bissexuais, radiais ou bilaterais. **Sépalas reduzidas formando um anel ou calículo no ápice do ovário.** *Pétalas (3-) 5-6 (-9), livres ou conatas;* valvadas, eretas a reflexas na floração, *freqüentemente vermelhas ou amarelas.* Estames opostos às pétalas e em número igual ao destas, freqüentemente 3 longos e 3 curtos (os mais longos são estaminódios em *Dendropemon*); filetes adnatos às pétalas; pólen 3-lobado. *Carpelos 3-4, conatos; ovário ínfero, com placentação basal;* estigma capitado ou pouco expandido, papiloso. Óvulos não diferenciados e megagametófitos originados de 3 ou 4 pontos da grande placenta. *Fruto baga unisseminada* ou sâmara (*Nuytsia*), *viscoso;* sementes sem testa.

Fórmula floral:

* ou X, calículo, C(5–6), A5–6, $\underline{G(3–4)}$; baga, sâmara

Distribuição e ecologia: a família é Pantropical, porém nenhum gênero ocorre no Velho e no Novo Mundo ao mesmo tempo.

Gêneros/espécies: 74/900. ***Principais gêneros:*** *Tapinanthus* (250 spp.), *Amyema* (100), *Psittacanthus* (50), *Struthanthus* (50), *Tapinanthus* (50) e *Phthirusa* (40). Nenhum gênero ocorre em regiões temperadas da América do Norte.

Importância econômica e produtos: as ervas-de-passarinho são pragas em árvores madeireiras porque os haustórios causam irregularidades na estrutura do lenho.

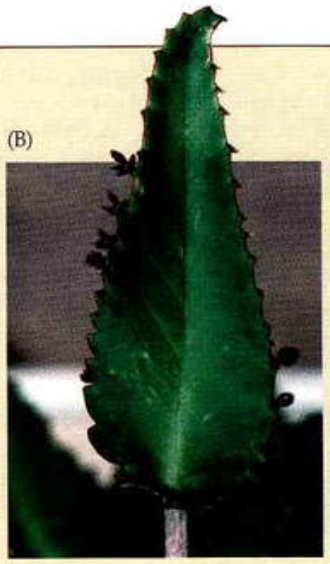
Discussão: *Nuytsia*, uma árvore com raízes haustoriais, é o grupo-irmão dos demais *taxa* da família (Vidal-Russell e Nickrent 2005), a maioria dos quais são parasitas de caules ou epífitos (também parasitas). Muitos gêneros apresentam corolas coloridas e são polinizados por aves (Prancha 9.8E). O megagametófito é tipicamente "agressivo", crescendo para fora do ovário e dentro do estilete e/ou estigma, onde ocorre a fertilização. O embrião é puxado para dentro do ovário por um longo suspensor.

Referências: Calder and Bernhard 1983; Kuijt 1969,1981.

(A)

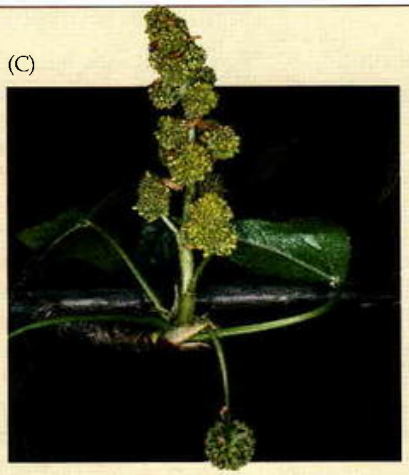
Santalales: Santalaceae
Santalum paniculatum: frutos

(B)



Saxifragales: Crassulaceae
Kalanchoe daigremontiana:
folha com propágulos

(C)



Saxifragales: Altingiaceae
Liquidambar styraciflua: inflorescências estaminada e carpelada

(D)

Saxifragales: Hamamelidaceae
Hamamelis mollis: inflorescências

(E)

Santalales: Loranthaceae
Dendrophthoe curvata: flores

(F)

Santalales: Santalaceae
Arceuthobium pusillum: ramos estaminados (crescendo sobre Picea)

(G)

Saxifragales: Crassulaceae
Graptopetalum paraguayense: planta em flor

(H)

Saxifragales: Saxifragaceae
Darmera peltata: flores

PRANCHA 9.8 Eudicotiledôneas: Santalales e Saxifragales

Santalaceae R. Browm
(Família do sândalo)

Parasitas de caule ou de raiz. Raízes modificadas em haustórios. Caules cilíndricos, angulosos ou achatados, *articulados, desprendendo-se facilmente na constrição dos nós,* ou não articulados, **com estômatos transversalmente orientados.** Pêlos simples. Folhas opostas ou alternas e espiraladas, simples, freqüentemente coriáceas ou ligeiramente suculentas e brilhantes, inteiras, peninérveas, com ou sem pecíolo, reduzidas a escamas em alguns *taxa*, estípulas ausentes. Inflorescências variáveis, freqüentemente espigas ou racemos de cimas 3-floras. *Flores ± inconspícuas, bissexuais ou unissexuais* (plantas monóicas ou dióicas), radiais, com ou sem hipanto. Tépalas, 3-5, livres a conatas, eretas ou fechadas, valvadas, esverdeadas ou de cor apagada. Estames, geralmente 3-5, opostos às tépalas, às vezes somente uniloculares ou abrindo por um poro apical; grãos de pólen ± esféricos. Carpelos 3-4, conatos; ovário geralmente ínfero, com placentação central-livre a basal; estigma pontuado. Óvulos com 1 tegumento e com megasporângio de paredes finas, ou não diferenciados e 2 megagametófitos produzidos na placenta. Fruto noz ou drupa, ou baga viscosa, unisseminada; semente sem testa (Figura 9.54; Prancha 9.8A).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T–3–5–, A3–5, G0

Flor carpelada: *, T–3–5, A0, G(3–4); baga, drupa, noz

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída, ocorrendo desde os trópicos até as regiões temperadas.

Gêneros/espécies: 44/950. ***Principais gêneros:*** *Thesium* (325 spp.), *Phoradendron* (250), *Dendrophthora* (100), *Viscum* (130) e *Arceuthobium* (46). *Comandra, Geocaulon, Pyrularia, Nestronia, Buckleya* e os parasitas de caule *Phoradendron* e *Arceuthobium* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Santalum* (sândalo) é utilizado para fazer incenso, e é a fonte do óleo aromático utilizado em cosmético. *Viscum album* e *Phoradendron leucocarpon* são vendidos na Europa e nos Estados Unidos, respectivamente, como ornamentos de Natal. Muitas espécies são parasitas florestais em muitas partes do mundo, onde afetam o crescimento das árvores, o vigor, a frutificação e a qualidade da madeira. *Arceuthobium* é uma importante praga de coníferas no oeste dos Estados Unidos. Os haustórios causam grandes nós, deformações na madeira e adensamentos anormais de ramos. Assim, a madeira se torna imprópria para o uso.

Discussão: aqui, a família é amplamente circunscrita, incluindo o característico clado de parasitas de caules ou epífitas cujos caules se desprendem facilmente na constrição dos nós (p. ex., *Viscum, Phoradendron, Dendrophthora* e *taxa* afins; freqüentemente segregados como Viscaceae). Os integrantes de Santalaceae que são parasitas de raízes (p. ex., *Santalum, Comandra, Buckleya*) compreendem 5 ou 6 clados de relações incertas, mas está claro que originaram o clado de parasitas de caule.

Acredita-se que *Viscum album* seja o Ramo Dourado de Aeneas. Com ele também foi feita a lança que matou o deus nórdico Balder. A planta era importante nas cerimônias religiosas dos Druidas e por muito tempo tem sido interpretada como um símbolo de imortalidade.

Resulta significativo que parasitas de caule tenham evoluído a partir de parasitas de raízes tanto em Santalaceae quanto em Loranthaceae. Além dos caracteres enumerados na descrição, Santalaceae difere de Loranthaceae pelo gametófito não-agressivo, geralmente do tipo *Allium* (vs. agressivo e do tipo *Polygonum*), endosperma verde (vs. branco) e embrião com suspensor curto (vs. alongado). Além do mais, as partes viscosas do fruto (quando presentes) originam-se de diferentes tecidos nas duas famílias.

Referência: Kuijt 1982.

Saxifragales

Saxifragales é aqui definida de forma restrita, e inclui 14 famílias, por exemplo, **Saxifragaceae,** Iteaceae (p. ex., *Itea*), Grossulariaceae (somente *Ribes*), **Crassulaceae,** Haloragaceae, Cercidiphylliaceae, Paeoniaceae, **Hamamelidaceae** e **Altingiaceae**, representando cerca de 2.470 espécies (Chase et al. 1993; Morgan e Soltis 1993; Soltis e Soltis 1997; Soltis et al. 1993, 1997). A monofilia do grupo é bem sustentada por morfologia e seqüências de DNA (Davis e Chase 2004; Fishbein et al. 2001; Hilu et al. 2003; Hoot et al. 1999; Hufford 1992; Savolainen et al. 2000b; Soltis e Soltis 1997; Soltis et al. 1997, 2000; Soltis e Hufford 2002). A ordem é claramente um integrante do clado das eudicotiledôneas (Morgan e Soltis 1993; Soltis e Soltis 1997; Soltis et al. 1993, 1997, 2000, 2003a) e deve ser o grupo-irmão do clado das rosídeas. Ela é morfologicamente semelhante a Rosales (principalmente a Rosaceae), mas a principal família, Saxifragaceae, pode ser facilmente separada de Rosaceae pela ausência de estípulas, pelo menor número de estames, pelos frutos capsulares e pelas sementes com endosperma bem desenvolvido. A ordem é caracterizada por apresentar ápice floral côncavo no início do desenvolvimento e carpelos livres, pelo menos apicalmente; muitas espécies também apresentam flores com hipanto. Integrantes desse grupo retiveram a plesiomorfia de flores 5-meras com peças livres.

Saxifragaceae A. L. de Jussieu
(Família do gênero *Saxifraga*)

Ervas; elementos de vaso com perfurações simples; muitas vezes com taninos, às vezes com compostos cianogênicos. Pêlos freqüentemente simples. Folhas geralmente alternas e espiraladas, às vezes em roseta basal, simples a compostas pinadas ou palmadas, inteiras a serreadas ou denteadas, com venação peninérvea a palmada; **estípulas ausentes** (ou representadas pelas margens expandidas da base do pecíolo). Inflorescências determinadas a indeterminadas, em geral terminais. *Flores* bissexuais a unissexuais (flores monóicas a

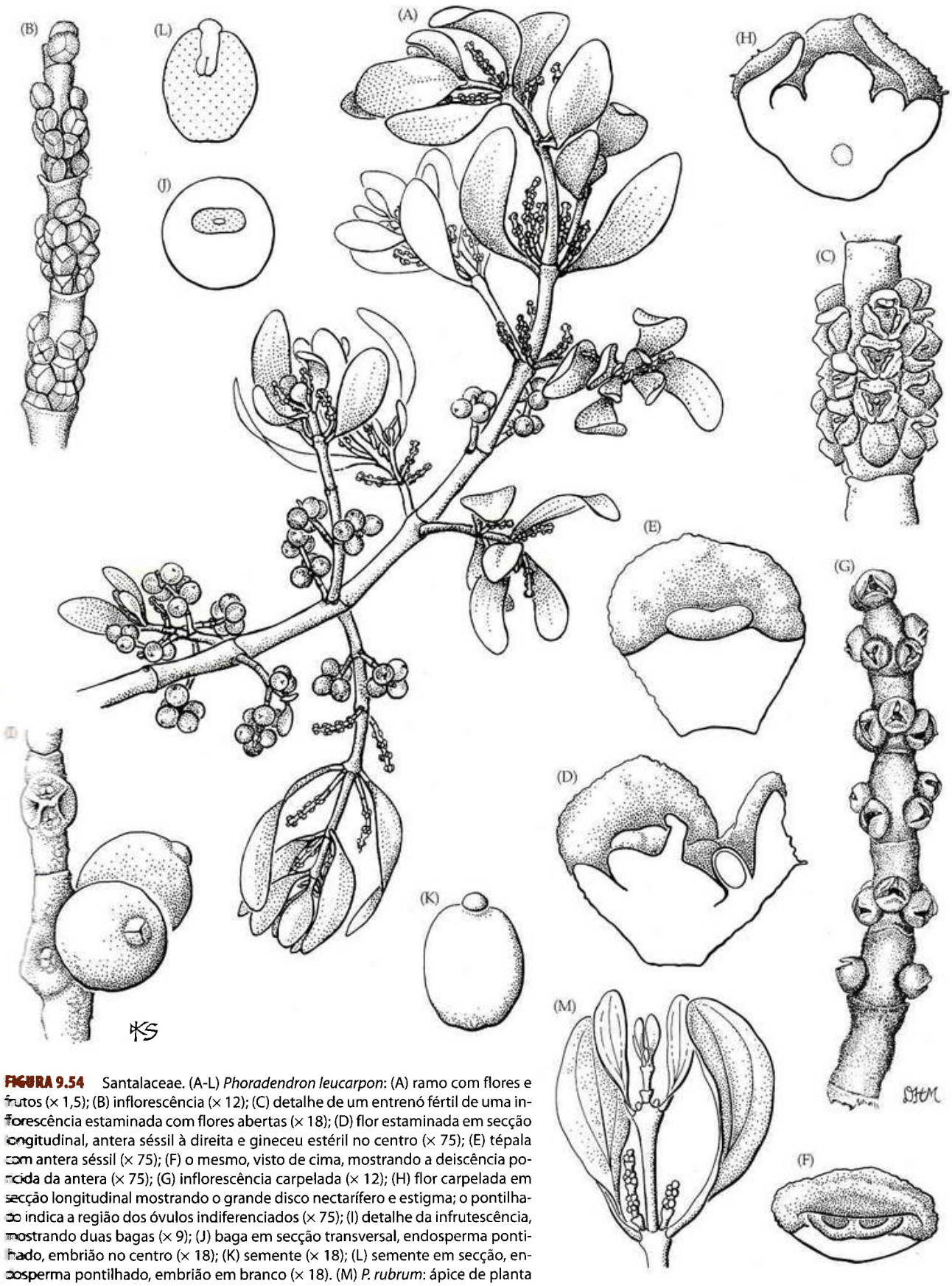


FIGURA 9.54 Santalaceae. (A-L) *Phoradendron leucarpon*: (A) ramo com flores e frutos (× 1,5); (B) inflorescência (× 12); (C) detalhe de um entrenó fértil de uma inflorescência estaminada com flores abertas (× 18); (D) flor estaminada em secção longitudinal, antera séssil à direita e gineceu estéril no centro (× 75); (E) tépala com antera séssil (× 75); (F) o mesmo, visto de cima, mostrando a deiscência porcida da antera (× 75); (G) inflorescência carpelada (× 12); (H) flor carpelada em secção longitudinal mostrando o grande disco nectarífero e estigma; o pontilhado indica a região dos óvulos indiferenciados (× 75); (I) detalhe da infrutescência, mostrando duas bagas (× 9); (J) baga em secção transversal, endosperma pontilhado, embrião no centro (× 18); (K) semente (× 18); (L) semente em secção, endosperma pontilhado, embrião em branco (× 18). (M) *P. rubrum*: ápice de planta estaminada (× 3). (Fonte: Kuijt 1982, *J. Arnold Arbor.* 63: p. 406.)

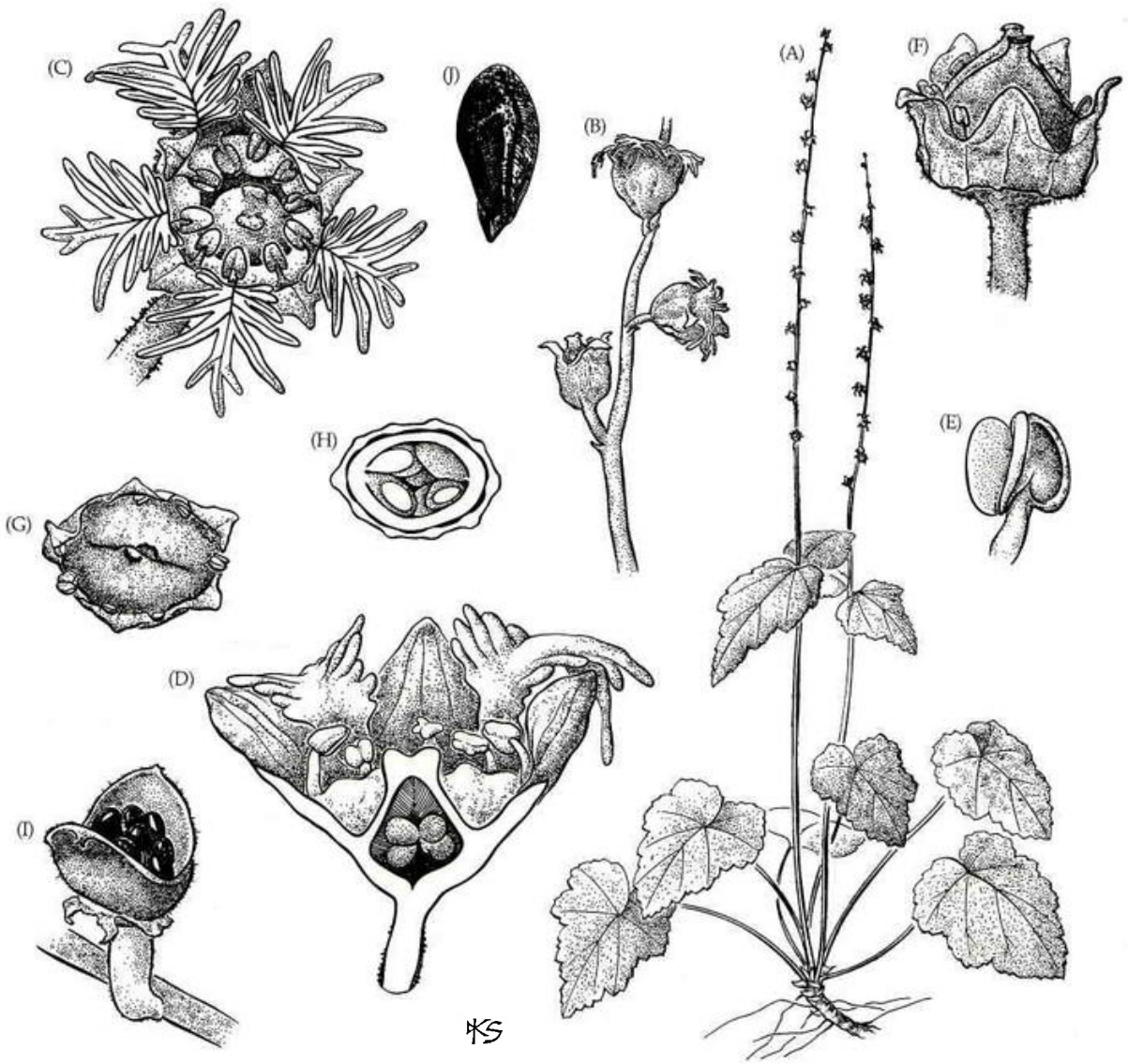


FIGURA 9.55 Saxifragaceae. *Mitella diphylla*: (A) planta florida (× 0,75); (B) detalhe do racemo (× 4); (C) flor (× 15); (D) flor em secção longitudinal (× 17); (E) antera deiscente (× 35); (F) cápsula imatura (× 9); (G) ápice da cápsula imatura (× 9); (H) receptáculo floral e cápsula em secção transversal (× 9); (I) cápsula ereta e deiscente (× 9); (J) semente (× 17). (Fonte: Spongberg 1972, *J. Arnold Arbor.* 53: p. 426.)

Fórmula floral:

*, K(4–5), C4–5, A5–10, G(2–5); cápsula, folículos

± dióicas), radiais a bilaterais, *com hipanto variavelmente desenvolvido.* Sépalas geralmente 4 ou 5, livres a conatas. *Pétalas geralmente 4 ou 5, livres, com freqüência ungüiculadas,* às vezes variavelmente partidas, imbricadas ou convolutas, às vezes reduzidas ou ausentes. Estames geralmente 3-10; grãos de pólen geralmente tricolpados ou tricolporados. *Carpelos 2* (-5), ± conatos ou menos freqüentemente livres; *ovário súpero a ínfero,* com placentação axial ou lateral; estigmas separados, capitados. Óvulos geralmente numerosos em cada placenta, com 1 ou 2 tegumentos. Disco nectarífero freqüentemente presente ao redor da base do ovário. *Fruto cápsula septicida ou folículo* (Figura 9.55).

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões temperadas e árticas, sobretudo do Hemisfério Norte, e principalmente em ambiente montanhoso.

Gêneros/espécies: 30/550. ***Principais gêneros:*** *Saxifraga* (325 spp.), *Heuchera* (55), *Chrysosplenium* (55), *Mitella* (20) e *Astilbe* (20). Além dos gêneros supracitados, gêneros notáveis das regiões mais frias dos Estados Unidos e no Canadá são *Boykinia, Leptarrhena, Sullivantia, Tellima, Tolmiea* e *Tiarella.*

Importância econômica e produtos: *Saxifraga, Astilbe* e alguns outros poucos gêneros são cultivados em jardins rupestres.

Chave para as principais famílias de Saxifragales

1. Plantas lenhosas e não-suculentas 2
1. Plantas herbáceas e/ou suculentas 6
2. Folhas dos caules longos opostas; frutos folículos; plantas dióicas . . . . . Cercidiphyllaceae
2. Folhas sempre alternas; frutos cápsulas ou bagas; plantas com flores geralmente bissexuais ou, se unissexuais, plantas monóicas 3
3. Presença de canais resiníferos no caule e nas folhas, estas últimas com odor adocicado-resinoso quando esmagadas; flores unissexuais, flores carpeladas em glomérulos, os gineceus de flores adjacentes amadurecem e formam um fruto múltiplo, globoso; cada cápsula rodeada por numerosos lobos minúsculos ou escamas . . . . . **Altingiaceae**
3. Ausência de canais resiníferos; folhas sem odor adocicado; flores bissexuais ou, se imperfeitas, flores carpeladas não como indicado acima; frutos não múltiplos, às vezes rodeados por um cálice persistente, mas nunca por lobos numerosos ou escamas 4
4. Estiletes 2; hipanto ± ausente; pétalas freqüentemente alongadas e onduladas; anteras geralmente abrindo por valvas; pêlos ± estrelados . . . . . **Hamamelidaceae**
4. Estilete 1; hipanto presente, curto a alongado; pétalas variadas, mas nunca onduladas; anteras deiscentes por fendas; pêlos não estrelados 5
5. Folhas com venação peninérvea a palmada; flores com hipanto conspícuo estendendo-se acima do ovário ínfero; placentação parietal; fruto baga . . . . . Grossulariaceae
5. Folhas com venação peninérvea; flores com hipanto curto e ovário súpero; placentação axial; fruto cápsula . . . . . Iteaceae
6. Plantas aquáticas geralmente submersas a emersas; flores inconspícuas, solitárias e axilares ou em espigas terminais; óvulo 1 por carpelo; fruto nucóide ou drupáceo, às vezes esquizocárpico . . . . . Haloragaceae
6. Ervas terrestres ou suculentas; flores conspícuas, geralmente em inflorescências variadas e determinadas; óvulos poucos a numerosos por carpelo; fruto cápsula ou agregado de folículos 7
7. Plantas suculentas; carpelos em número igual ao das pétalas, livres ou unidos apenas na base; cada carpelo subtendido por uma glândula nectarífera em forma de escama; hipanto geralmente ausente . . . . . **Crassulaceae**
7. Plantas não suculentas; carpelos em número geralmente menor ao das pétalas, geralmente ± conatos; carpelos individualmente não associados com glândulas de néctar, mas um disco nectarífero pode estar presente; hipanto variadamente desenvolvido . . . . . **Saxifragaceae**

Discussão: Saxifragaceae, como aqui circunscrita, é considerada monofilética com base em sítios de restrição de cpDNA, em seqüências de *rbcL*, *matK* e 18S (Chase et al. 1993; Johnson e Soltis 1994; Morgan e Soltis 1993; Soltis e Soltis 1997; Soltis et al. 1993, 1997) e em morfologia. Além disso, os integrantes da família partilham uma deleção no íntron *rpl2*.

Saxifragaceae tradicionalmente tem sido amplamente circunscrita, incluindo *taxa* lenhosos e herbáceos com folhas opostas ou alternas, e tem sido impossível caracterizá-la (ver Engler 1930; Schulze-Menz 1964). Agora está claro que este grupo amplamente definido é polifilético (Chase et al. 1993; Hufford 1992; Morgan e Soltis 1993; Soltis e Soltis 1997; Soltis et al. 1997). É provável que alguns dos *taxa* arbustivos previamente associados com Saxifragaceae (p. ex., *Itea* e *Ribes*) estejam proximamente relacionados com as saxifragas herbáceas (Saxifragaceae, como aqui delimitada), enquanto outros (p. ex., *Hydrangea* e *Philadelphus*) estão relacionados com vários grupos dentro do clado das asterídeas (ver Hydrangeaceae).

Mesmo alguns *taxa* herbáceos não estão proximamente relacionados com Saxifragaceae, como aqui reconhecido; por exemplo, *Parnassia* e *Lepuropetalon* (Parnassiaceae) estão relacionadas com Celastraceae!

Até recentemente, as relações internas dentro de Saxifragaceae s.s. têm sido pouco compreendidas, provavelmente em decorrência de uma diversificação presumivelmente rápida e recente desse grupo em regiões frias a temperadas. A delimitação de alguns gêneros é problemática; muitos são monotípicos e alguns não devem ser monofiléticos (p. ex., *Saxifraga* e *Mitella*) (Soltis e Kuzoff 1995; Soltis et al. 1993, 1996, 2001). Eventos de hibridização às vezes causam problemas taxonômicos, e muitos eventos intergenéricos de captura de cloroplasto têm recebido forte suporte (Soltis et al. 1991; Soltis e Kuzoff 1995). No entanto, seqüências de nucleotídeos de *matK*, *rbcL*, *trnL-F*, *psbA-trnH* e sítios de restrição de cpDNA (Johnson e Soltis 1994; Soltis et al. 1991, 1995, 1996, 2001) sustentam o reconhecimento de muitos grupos monofiléticos dentro de Saxifragaceae.

As flores de Saxifragaceae (Prancha 9.8H) são polinizadas por diversos insetos pequenos e com língua curta (principalmente moscas e abelhas) que coletam néctar e/ou pólen. As numerosas e pequenas sementes de *Saxifraga, Suksdorfia* e *Boykinia* estão dispostas sobre pedicelos finos e provavelmente são chacoalhadas pelo vento ou por animais de passagem. Em *Chrysosplenium* e *Mitella* as cápsulas são eretas e as sementes são removidas pela chuva. Reprodução vegetativa ocorre por meio da produção de bulbilhos, viviparidade, estolões e rizomas.

Referências adicionais: Soltis and Hufford 2002; Spong-berg 1972.

Crassulaceae J. St. Hilaire
(Família do calanchoê)

Ervas **suculentas** a arbustos; caule freqüentemente com feixes vasculares corticais ou medulares; **com metabolismo ácido crassuláceo (CAM);** presença de taninos; freqüentemente com alcalóides, às vezes com compostos cianogênicos. Pêlos simples, mas as plantas comumente glabras e glaucas. **Folhas** alternas e espiraladas, opostas, ou verticiladas, às vezes em roseta basal, simples ou raramente pinado-compostas, inteiras a crenadas, dentadas ou serreadas, **suculentas,** com venação peninérvea, mas nervuras freqüentemente inconspícuas; *estípulas ausentes.* Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. Flores geralmente bissexuais, radiais, *sem hipanto.* Sépalas geralmente 4 ou 5, livres a conatas. Pétalas geralmente 4 ou 5, livres a conatas (e então formando uma corola ± tubulosa), imbricada. *Estames 4 a 10;* filetes livres a ligeiramente conatos, adnatos ou não à corola; anteras deiscentes por um poro terminal; grãos de pólen tricolporados. *Carpelos geralmente 4 ou 5,* livres *a ligeiramente conatos na base; ovários súperos,* com placentação lateral (ou axial na base se os carpelos estão fusionados); estigmas diminutos. **Cada carpelo subtendido por uma glândula nectarífera em formato de escama.** Óvulos poucos a numerosos por carpelo; parede do megasporângio fina ou espessa. *Fruto agregado de folículos,* raramente cápsula (Figura 9.56).

Fórmula floral:

*, K(4–5), C(4–5), A(4–10), G4–5; folículos

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída desde regiões tropicais até boreais; muito freqüente em hábitats áridos.

Gêneros/espécies: 35/1.500. ***Principais gêneros:*** *Sedum* (450 spp.), *Crassula* (300), *Echeveria* (150) e *Kalanchoe* (125). Esses gêneros, junto com *Diamorpha, Dudleya, Graptopetalum, Lenophyllum* e *Villadia,* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Sedum, Echeveria, Kalanchoe* e *Sempervivum* são cultivados como plantas ornamentais devido a suas características folhas suculentas.

Discussão: análise de seqüências de *rbcL* e 18S rDNA, junto com caracteres morfológicos, sustentam a monofilia de Crassulaceae (Chase et al. 1993; Morgan e Soltis 1993; Soltis e Soltis 1997; Soltis et al. 1997).

A família consiste em dois clados principais: Crassuloideae (p. ex., *Tillaea* e *Crassula*), diagnosticada pelas flores com um único verticilo de estames e óvulos com megasporângio fino, e Sedoideae (p. ex., *Aconium, Kalanchoe, Sedum, Echeveria, Villadia* e *Sempervivum*), diagnosticado pela testa da semente geralmente costada. Sedoideae reteve a condição plesiomórfica do megasporângio com parede espessa e presença de dois verticilos de estames. Dentro de Sedoideae, o clado *Kalanchoe* deve ser o grupo-irmão dos demais *taxa*. O clado *Kalanchoe* apresenta flores simpétalas e folhas opostas, enquanto os demais gêneros (p. ex., o clado *Sedum*) geralmente apresentam pétalas livres e folhas alternas. A monofilia do clado *Sedum* pode ser sustentada por suas folhas alternas, assumindo que as condições opostas e decussadas de Crassuloideae e do clado *Kalanchoe* sejam plesiomórficas. Seqüências de *matK* e sítios de restrição sustentam fortemente a monofilia de Crassuloideae e Sedoideae (Mort et al. 2001; van Ham 1994; van Ham e t'Hart 1998). Muitos gêneros atualmente reconhecidos (em especial *Sedum*) provavelmente são polifiléticos (Mort et al. 2001). A hibridização é freqüente, inclusive entre integrantes de diferentes gêneros, o que não é surpreendente, considerando-se a não-monofilia de *Sedum* e de alguns outros gêneros.

A família é de interesse fisiológico, pois apresenta metabolismo ácido crassuláceo (CAM), uma adaptação para hábitats áridos. Os estômatos abrem principalmente à noite e se fecham durante o dia, reduzindo assim a perda de água. A fixação de carbono ocorre nas folhas durante a noite, promovendo a formação de ácido málico. Durante o dia, quando os estômatos estão fechados, o carbono fixado é reduzido a carboidrato. Outras adaptações para ambientes áridos são as folhas suculentas com abundante tecido de reserva de água e a presença de cutícula de cera espessa cobrindo a epiderme (Prancha 9.8G).

As flores da maioria das Crassulaceae são polinizadas por diversos insetos, mas algumas espécies de *Kalanchoe* apresentam corolas simpétalas vistosas e são polinizadas por aves. As flores são freqüentemente protândricas, o que promove a polinização cruzada; contudo a autopolinização também pode ocorrer. As diminutas sementes de Crassulaceae provavelmente são dispersas pelo vento. A reprodução vegetativa também é comum; algumas espécies de *Kalanchoe* produzem numerosos propágulos a partir de gemas adventícias associadas com os dentes foliares (Prancha 9.8B).

Referência adicional: Spongberg 1978.

Hamamelidaceae R. Brown
(Família do hamamélis)

Arbustos ou árvores; presença freqüente de taninos. **Pêlos estrelados.** *Folhas alternas, freqüentemente dísticas,* simples, inteiras a serreadas, com venação peninérvea ou palmada; *presença de estípulas dispostas na região do caule adjacente à base do pecíolo.* Inflorescências indeterminadas, em geral formando espigas, racemos ou glomérulo; terminais ou axilares. *Flores bissexuais ou unissexuais (então, plantas monóicas),*

FIGURA 9.56 Crassulaceae. (A-D) *Sedum pulchelum*: (A) roseta invernal (× 0,75); (B) caule florido (× 1,5); (C) flor (× 8); (D) secção transversal através de quatro carpelos do gineceu (× 30). (E-J) *S. pusillum*: (E) hábito planta adulta (× 1,5); (F) folículos imaturos em secção longitudinal, observe os nectários (em preto) na base dos carpelos (× 9); (G) folículos imaturos (× 1,5); (H) folículos maduros e deiscentes (× 1,5); (I) semente (× 35); (J) embrião (× 35). (K) *S. glaucophyllum*: caule com folhas (× 1,5). (L) *S. ternatum*: caule com folhas (× 0,75). (M) *S. telephioides*: contorno da folha (× 0,75). (Fonte: Spongberg 1978, *J. Arnold Arbor.* 59: p. 206.)

geralmente radiais, vistosas a inconspícuas. Sépalas geralmente 4 ou 5, livres a conatas, em geral imbricadas. *Pétalas geralmente 4 ou 5, livres, imbricadas, valvadas, ou freqüentemente ausentes no botão, às vezes ausentes.* Estames 4 ou 5 e alternando com estaminódios, ou numerosos; *anteras geralmente deiscentes por 2 valvas;* grãos de pólen tricolpados a tricolporados. *Carpelos 2 e pelo menos ligeiramente conatos;* **ovário semi-ínfero a ínfero,** com placentação axial; *estiletes livres, ± recurvados, geralmente persistentes;* estigmas 2, alongados ao longo da superfície adaxial do estilete, ou capitados. Óvulos 1 a muitos por lóculo. Néctar às vezes produzido por estaminódios ou pela superfície interna e basal das pétalas. *Fruto*

cápsula loculicida a septicida, lenhoso a coriáceo, **com exocarpo lenhoso e endocarpo duro;** sementes com testa espessa e dura (Figura 9.57).

Fórmula floral:

*, K(4–5), C4–5 ou 0, A4–∞, G(2); cápsula

Distribuição: esparsas em regiões tropicais a temperadas.

Gêneros/espécies: 25/80. ***Principais gêneros:*** *Corylopsis* (20 spp.) e *Distylium* (15). *Hamamelis* e *Fothergilla* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: muitos gêneros fornecem árvores ou arbustos ornamentais, incluindo *Hamamelis, Corylopsis, Distylium, Fothergilla, Loropetalum* e *Rhodoleia*. Um extrato da casca de *Hamamelis* é usado como adstringente.

Discussão: a família é variável, com muitos gêneros morfologicamente distintos. Sua monofilia às vezes tem sido questionada (Schwarzwalder e Dilcher 1991; Soltis e Soltis 1997; Soltis et al. 2000), e *Liquidambar* e *taxa* afins são aqui segregados como Altingiaceae. Altingiaceae é caracterizada por estípulas na base do pecíolo, presença de canais resiníferos, folhas espiraladas, flores unissexuais sem perianto, monoecia, anteras alongadas, cápsulas arranjadas em glomérulos congestos e globosos e característicos grãos de pólen com quatro ou mais aberturas. Apêndices florais persistentes (possivelmente peças periânticas) circundam o fruto. Essa família é facilmente separada de Hamamelidaceae, que apresenta estípulas dispostas no caule, folhas freqüentemente dísticas, flores geralmente bissexuais com peças periânticas evidentes, anteras mais curtas, frutos em espigas, racemos e glomérulos não-globosos e pólen geralmente tricolpado ou tricolporado.

Muitas subfamílias são reconhecidas dentro de Hamamelidaceae, mas a maioria das espécies pertence a Hamamelidoideae, um grupo provavelmente monofilético (Endress 1989a,b, 1993; Hufford e Crane 1989; Li et al. 1999). Hamamelidoideae (p. ex., *Corylopsis, Distylium, Fothergilla, Hamamelis* e *Loropetalum*) pode ser caracterizada por apomorfias como anteras com valvas, estigmas pequenos e folhas com venação peninérvea com as nervuras secundárias terminando no dente. A maioria das Hamamelidoideae também apresenta folhas dísticas, carpelos com um único óvulo e sementes com dispersão explosiva. *Distylium, Fothergilla* e *taxa* afins devem formar um clado caracterizado pela perda das pétalas e pelas flores agregadas em inflorescências mais ou menos capitadas (Endress 1989a). Um possível clado contendo *Hamamelis, Loropetalum* e *taxa* afins apresenta pétalas particularmente alongadas (Prancha 9.8D) que se apresentam circinadas no botão (Figura 9.57C) (Endress 1989a); esse clado, no entanto, não é sustentado por seqüências de ITS (Li et al. 1999).

Tanto polinização pelo vento quanto por insetos (principalmente moscas e abelhas) ocorrem na família (Endress 1977); néctar e pólen podem ser as recompensas para os polinizadores. As flores de *Rhodoleia* são polinizadas por aves e estão agregadas e circundadas por brácteas vistosas da inflorescência. As reduzidas flores de *Distylium* são polinizadas pelo vento. *Fothergilla* apresenta filetes vistosos e inflados e provavelmente deve ser secundariamente polinizado por insetos. A dispersão balística devido à ejeção da semente é comum. Muitas espécies crescem ao longo de riachos e são dispersas, ao menos parcialmente, pela água.

Referências adicionais: Ernst 1963b; Hufford and Endress 1989; Tiffney 1986.

Altingiaceae Horan
(Família do *Liquidambar*)

Arbustos ou árvores; **presença de canais secretores contendo compostos resinosos aromáticos na casca, no lenho e nas folhas; presença de iridóides;** com freqüência presença de taninos. Pêlos simples. *Folhas alternas e espiraladas,* simples, *com freqüência palmado-lobadas,* inteiras a serreadas, com venação peninérvea ou palmada; *presença de estípulas,* **dispostas na base do pecíolo.** Inflorescências indeterminadas, **as estaminadas em racemos terminais de agregados globosos de estames, as carpeladas em um glomérulo globoso longo-pedunculado** (Prancha 9.8C). **Flores unissexuais (e plantas monóicas),** *radiais, inconspícuas.* **Tépalas ausentes mas flores carpeladas circundadas por numerosos lobos diminutos ou escamas alongadas** (flores estéreis ou peças periânticas). **Estames numerosos;** anteras alongadas, deiscentes por fendas; **grãos de pólen poliporados.** *Carpelos 2, ligeiramente conatos;* **ovário ± semi-ínfero,** com placentação axial; *estiletes livres, ± recurvados, persistentes;* estigmas 2, alongados ao longo da superfície adaxial do estilete. Muitos óvulos por lóculo. Nectários ausentes. *Fruto cápsula septicida,* **gineceus adjacentes combinando-se para formar um fruto múltiplo globoso;** sementes freqüentemente aladas.

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T-0-, A∞, G0
Flor carpelada: *, -∞-[lobos diminutos], A0, G(2); cápsula

Distribuição: família temperada a tropical; Ásia Menor, Sudeste da Ásia, Leste da América do Norte até América Central.

Gêneros/espécies: 1-3/12. ***Principais gêneros:*** *Altingia* (7spp.) *e Liquidambar* (4). Apenas *Liquidambar* ocorre nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: uma goma perfumada é obtida de muitas espécies de *Liquidambar*. Muitas espécies desse gênero são cultivadas como ornamentais. *Altingia* e *Liquidambar* fornecem madeira.

Discussão: a monofilia de Altingiaceae é sustentada por numerosos caracteres morfológicos e seqüências de DNA (Ickert-Bond et al. 2005; Ickert-Bond e Wen 2006). O grupo é facilmente separado de Hamamelidaceae, na qual às vezes é incluído (ver discussão em Hamamelidaceae).

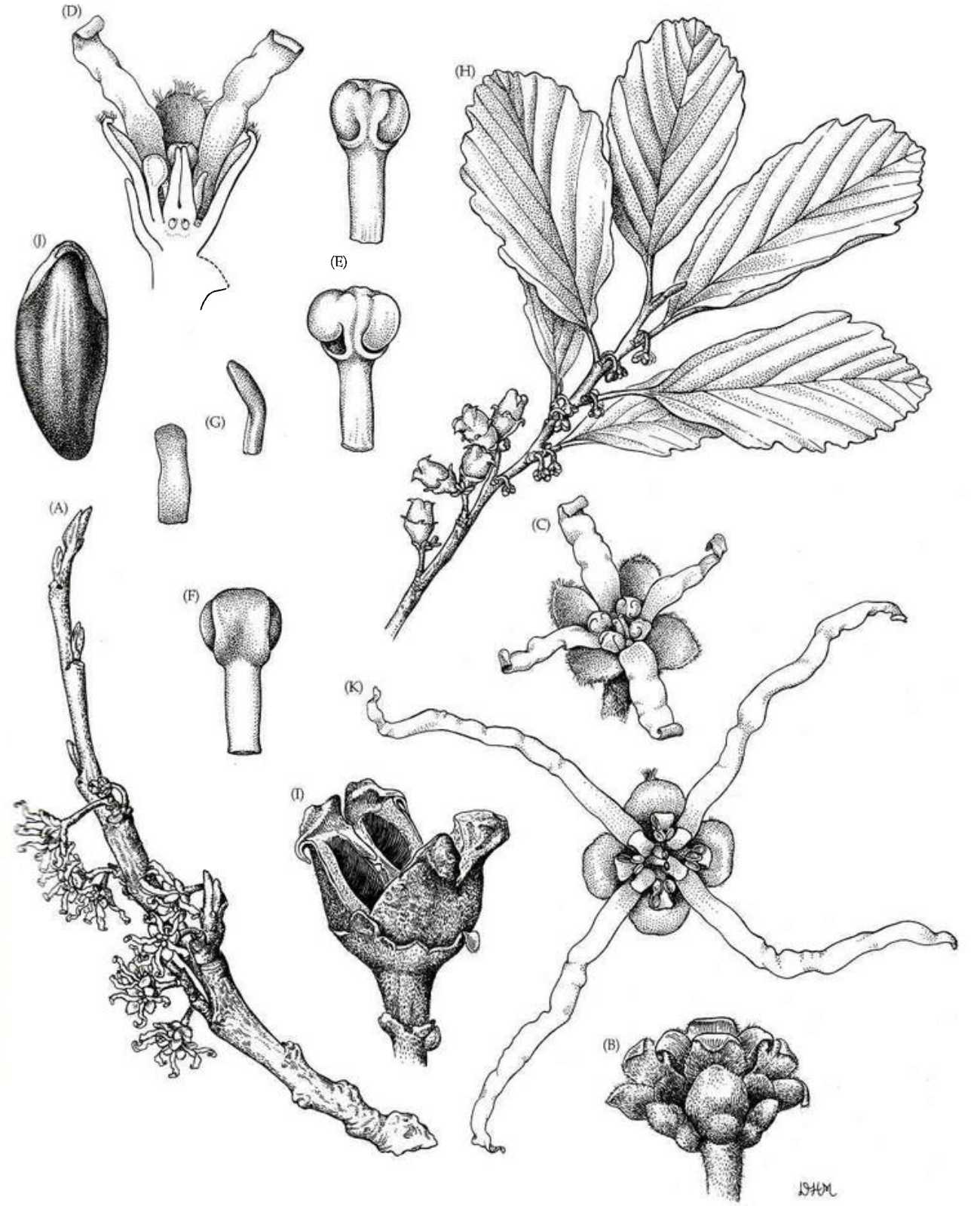


FIGURA 9.57 Hamamelidaceae. (A-J) *Hamamelis vernalis*: (A) ramo florido, na primavera (× 1,5); (B) inflorescência com três flores, pétalas removidas para mostrar sépalas e brácteas (× 6); (C) flor (× 6); (D) flor em secção longitudinal, estame à direita removido para mostrar o estaminódio oposto à pétala (× 8); (E) dois estames, mostrando as valvas (× 22); (F) estame, mostrando o conectivo (× 22); (G) estaminódios (× 22); (H) ramo no outono, com frutos e botões florais (× 0,75); (I) cápsula (× 3); (J) semente (× 6). (K) *H. virginiana*: flor (× 8). (Fonte: Ernst 1963, *J. Arnold Arbor.* 44: p. 198.)

A espécie do Oeste Asiático *Liquidambar orientalis* e a norte-americana *L. styraciflua* formam um clado, enquanto *L. formosa* e *L. acalycina*, ambas do Sudeste Asiático, estão relacionadas a um grupo de espécies também do Sudeste Asiático, mas do gênero *Altingia*; nem *Liquidambar*, nem *Altingia* são monofiléticos (Ickert-Bond et al. 2005; Ickert-Bond e Wen 2006).

As flores de Altingiaceae são polinizadas pelo vento, e as sementes, freqüentemente aladas, são dispersas pelo vento.

Referências adicionais: Endress 1989a, 1993; Ernst 1963b.

CLADO DAS ROSÍDEAS

A monofilia deste agrupamento heterogêneo de ordens tem sido sustentada por análises de seqüências de *rbcL, atpB, matK* e 18S rDNA (ver Judd e Olmstead 2004; Soltis et al. 2005). A maioria dos integrantes deste grupo pertence a um dos dois principais subclados, aqui chamados de fabídeas (ou eurosídeas I: Zygophyllales, Celastrales, Malpighiales, Oxalidales, Fabales, Rosales, Cucurbitales e Fagales) e malvídeas (ou eurosídeas II: Brassicales, Malvales e Sapindales). A posição de Myrtales ainda não está clara (seja dentro de malvídeas ou fabídeas), e aqui é listada e tratada entre esses dois principais clados. O suporte para os dois grupos provém de recentes análises filogenéticas baseadas em caracteres moleculares (Angiosperm Phylogeny Group 1998, 2003; Hilu et al. 2003; Soltis et al. 2000). Rosales, Fabales, Cucurbitales e Fagales aparentemente formam um clado, e resulta notável que alguns integrantes de todas essas ordens apresentam nódulos fixadores de nitrogênio nas raízes (geralmente habitados por *Frankia*, mas por *Rhizobium* em Fabaceae; Soltis et al. 1995). A posição de Saxifragales ainda é um tanto problemática; talvez pertença ao clado das rosídeas.

Vitales

Vitaceae A. L. de Jussieu
(Família da videira)

Geralmente lianas com gavinhas opostas às folhas (inflorescências modificadas) que se enrolam ou aderem ao substrato por meio de discos adesivos, ou arbustos sem gavinhas, **caule com nós ± engrossados; freqüentemente com sacos de rafídeos.** Pêlos variados. *Folhas alternas, espiraladas ou dísticas, simples a compostas palmadas ou pinadas, com venação palmada a peninérvea;* presença de estípulas. *Inflorescências* determinadas, terminais, mas *geralmente parecendo opostas às folhas devido ao crescimento de um ramo axilar desde a axila da folha oposta.* Flores bissexuais ou unissexuais (então plantas poligamodióicas ou monóicas), radiais. *Sépalas geralmente 4-6, ± conatas,* **pequenas,** freqüentemente representadas por um anel inconspicuamente dentado ou lobado. *Pétalas geralmente 4-6, livres ou falsamente conatas na porção distal* (devido a papilas entrelaçadas, como em *Vitis*) e durante a florada, decíduas como um capuz, valvadas. *Estames geralmente 4-6,* **opostos às pétalas,** às vezes conatos; grãos de pólen tricolporados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero,* 2-locular ou 4-locular (por divisão secundária), com placentação axial; estigma geralmente capitado. *Óvulos 2 por lóculo.* Disco nectarífero proeminente, geralmente formando um anel entre o ovário e os estames. **Fruto baga,** *sementes 4, com exotesta fina e transparente e endotesta dura,* **com rafe cordiforme na superfície adaxial estendendo-se desde o hilo até o ápice da semente e para dentro da face abaxial convexa, onde se junta a um "nó calazal" linear, deprimido ou levemente elevado, e também com um profundo sulco de tamanho e formato variáveis que rodeia os lados da rafe; endosperma 3-lobado** (Figura 9.58).

Fórmula floral: *, K(4–5), C(4–5), A4–5, G(2); baga

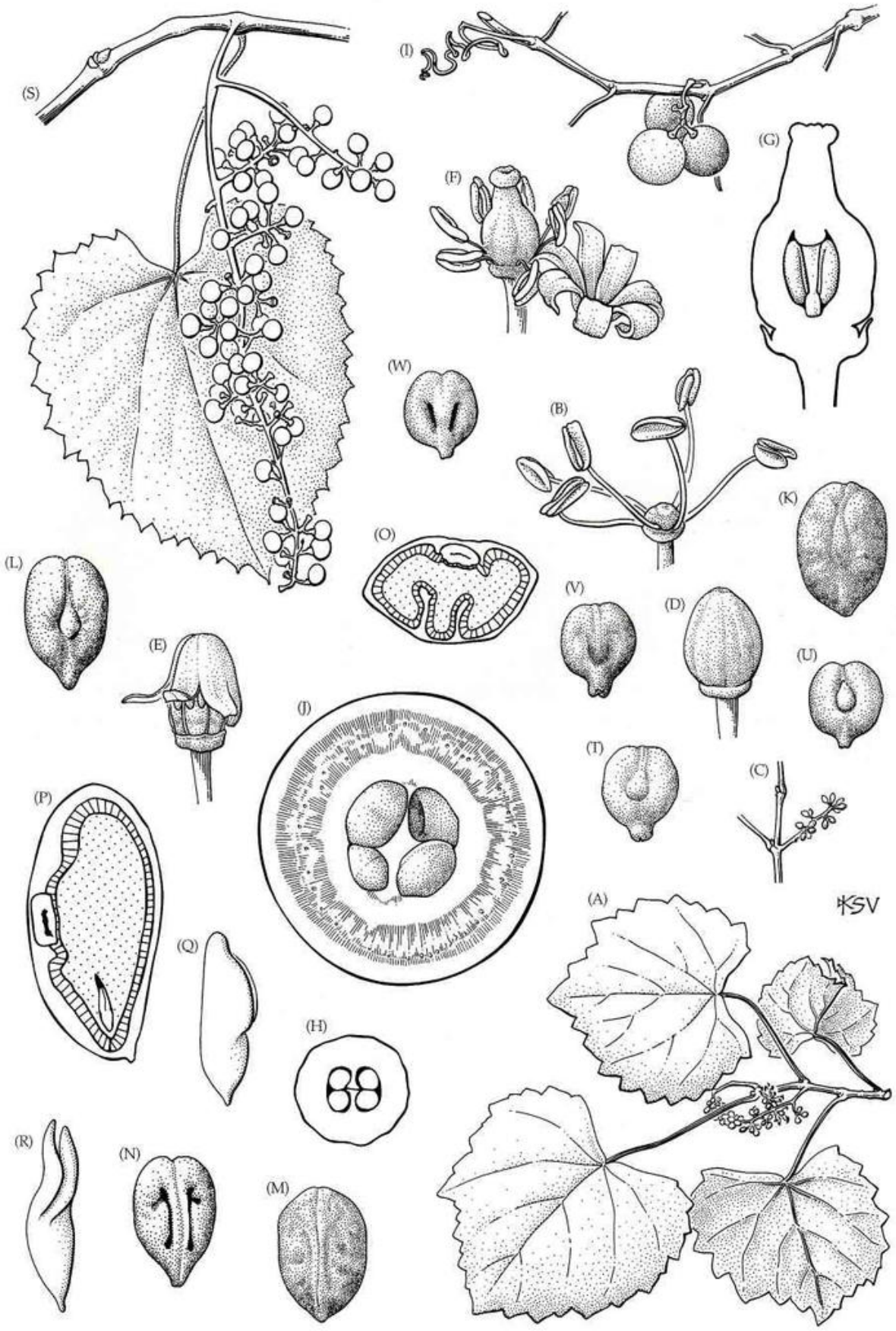
Distribuição: amplamente distribuída, porém mais diversa em regiões tropicais e subtropicais.

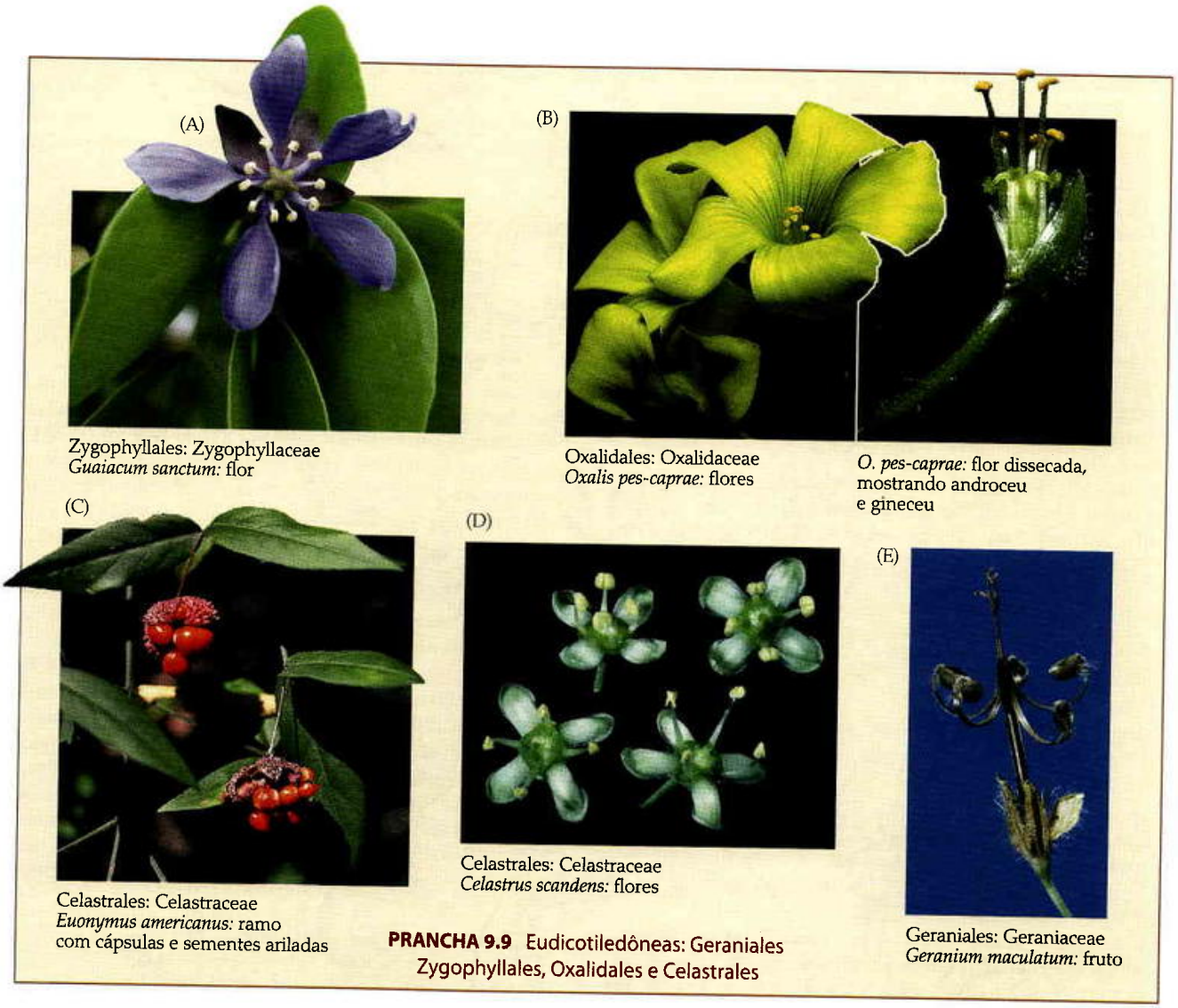
Gêneros/espécies: 14/725. ***Principais gêneros:*** *Cissus* (300 spp.), *Vitis* (60), *Leea* (24), *Ampelopsis* (20) e *Parthenocissus* (15). Todos esses gêneros, exceto *Leea*, ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Vitis* são de grande importância econômica, pois são a fonte das uvas, do suco de uva e do vinho. *Parthenocissus* e *Leea* são cultivados como ornamentais.

Discussão: Vitaceae é facilmente reconhecida e com certeza é monofilética (Ingrouille et al. 2002; Soejima e Wen 2006; Soltis et al. 2000). *Leea* é o grupo-irmão dos demais gêneros da família, que partilham o hábito lianescente e as gavinhas opostas às folhas. Os gêneros de Vitaceae são separados com base na estrutura do disco nectarífero, na configuração do endosperma em secção transversal, no comprimento do estilete

FIGURA 9.58 Vitaceae.(A-R) *Vitis rotundifolia*: (A) porção de caule florido (× 0,5); (B) flor estaminada, observe que as pétalas caíram (× 8); (C) inflorescência oposta a um pecíolo (× 0,33); (D) botão floral com pétalas falsamente conatas (× 10); (E) flor bissexual desabrochando, as pétalas formando um capuz (× 10); (F) flor bissexual, observe as pétalas falsamente conatas caindo como um capuz (× 10); (G) gineceu em secção longitudinal (× 20); (H) ovário em secção transversal mostrando quatro óvulos (× 20); (I) ramo com gavinha oposta à folha e infrutescência (× 0,5); (J) baga em secção transversal (× 4); (K) semente com exotesta membranosa aderida (× 4); (L) semente, face abaxial, observe a rafe e o nó calazal arredondado (× 4); (M,N) sementes, superfície adaxial (× 4); (O) semente em secção transversal, observe o endosperma trilobado (pontilhado) (× 8); (P) semente em secção longitudinal, endosperma pontilhado, embrião pequeno, observe o nó calazal (estrutura circular à esquerda) (× 8); (Q-R) embrião (muito aumentado). (S-W) *V. vulpina*: (S) porção de caule com infrutescência e folha oposta (× 0,5); (T-V) sementes, face abaxial (× 4); (W) semente, face adaxial (× 4). (Ilustração original preparada para o projeto Generic Flora of the Southeastern U.S. Utilizada com autorização.)


(S)
(I)
(G)
(F)
(W)
(B)
(K)
(O)
(L)
(V)
(D)
(E)
(U)
(J)
(T)
(C)
(P)
(A)
KSV
(Q)
(H)
(R)
(N)
(M)



Zygophyllales: Zygophyllaceae
Guaiacum sanctum: flor

Oxalidales: Oxalidaceae
Oxalis pes-caprae: flores

O. pes-caprae: flor dissecada, mostrando androceu e gineceu

Celastrales: Celastraceae
Euonymus americanus: ramo com cápsulas e sementes ariladas

Celastrales: Celastraceae
Celastrus scandens: flores

Geraniales: Geraniaceae
Geranium maculatum: fruto

PRANCHA 9.9 Eudicotiledôneas: Geraniales Zygophyllales, Oxalidales e Celastrales

e no número e conação das pétalas. Alguns aparentemente não são monofiléticos (Ingrouille et al. 2002), e tem acontecido considerável paralelismo no formato das folhas e gavinhas e na forma da inflorescência.

As pequenas flores, com seus nectários expostos, são visitadas por abelhas, vespas, moscas e coleópteros. Ocorre tanto a polinização cruzada quanto a autopolinização. Os frutos carnosos são dispersos por animais.

Referências adicionais: Brizicky 1965b; Gerrath et al. 2001.

Geraniales

Geraniaceae A. L. de Jussieu
(Família dos gerânios)

Em geral ervas a subarbustos, *caule geralmente articulado nos nós.* Pêlos simples, *freqüentemente glandulosos e com óleos aromáticos. Folhas alternas e espiraladas, ou opostas, simples e palmado-lobadas, partidas ou compostas,* ± serreadas a inteiras, com venação ± palmada; estípulas geralmente presentes. Inflorescências determinadas, com freqüência umbeladas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. Flores em geral bissexuais, radiais ou bilaterais. *Sépalas geralmente 5,* livres ou basalmente conatas, ocasionalmente a mais apical modificada como um esporão secretor de néctar que se torna parte integrante do pedicelo. *Pétalas geralmente 5, livres,* freqüentemente emarginadas, em geral imbricadas. Estames (5-) 10-15; filetes livres a ligeiramente conatos; grãos de pólen freqüentemente tricolporados. Carpelos geralmente 5, conatos; *ovário súpero, ± lobado,* com placentação axial e geralmente *com uma coluna estéril, alongada, proeminente e terminal; estilete 1,* estigmas 5, livres, ± alongados. *Óvulos 2 por lóculo,* anátropos a campilótropos. Glândulas nectaríferas alternando com as pétalas (ou ausentes). *Fruto esquizocárpico com 5 segmentos unisseminados que se separam elasticamente da coluna central persistente e muitas vezes se abrem para liberar as sementes,* ou cápsula loculicida (*Hypseocharis*); embrião reto a curvo; **endosperma escasso ou ausente** (Figura 9.59).

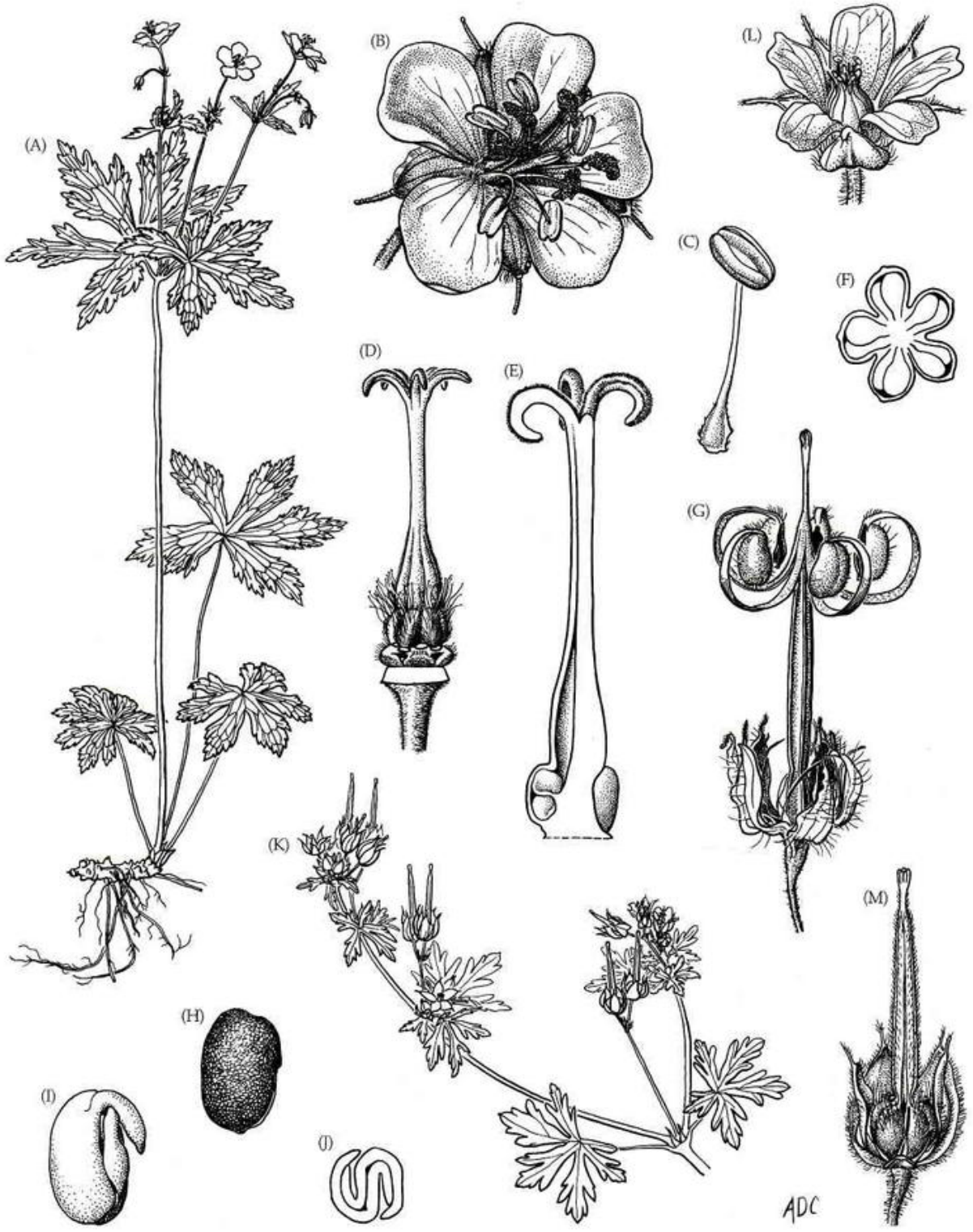


FIGURA 9.59 Geraniaceae. (A-J) *Geranium maculatum*: (A) planta florida (× 0,5); (B) flor (× 2,25); (C) estame do verticilo externo (× 6); (D) gineceu com glândulas nectaríferas no receptáculo (abaixo do ovário pubescente) (× 6); (E) gineceu em secção longitudinal (× 9); (F) ovário em secção transversal (× 12); (G) fruto deiscente mostrando os segmentos aderidos e apêndices higroscópicos em forma de aristas recurvados (× 3); (H) semente (× 7,5); (I) embrião em secção transversal mostrando os cotilédones dobrados (× 7,5). (K-M) *G. carolinianum*: (K) ramos com flores e frutos (× 0,5); (L) flor com estigmas receptivos, quase todas as anteras caíram (× 4,5); (M) fruto maduro antes da deiscência (× 3). (Fonte: Robertson 1972, *J. Arnold Arbor.* 53: p. 190.)

Fórmula floral:

* ou X, K(5), C5, A(10–15), G(5); esquizocarpo, cápsula

Distribuição: amplamente distribuída, sobretudo em regiões temperadas e subtropicais.

Gêneros/espécies: 7/750. ***Principais gêneros:*** *Geranium* (300 spp.), *Pelargonium* (250) *e Erodium* (75). Todos esses gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Geranium*, *Pelargonium* (gerânios) e *Erodium* são cultivadas como plantas ornamentais. O óleo de gerânio utilizado em perfumaria é extraído de folhas e caules de muitas espécies de *Pelargonium*.

Discussão: a família geralmente tem sido considerada próxima de Oxalidaceae, mas análises cladísticas baseadas em DNA (Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000) sugerem que está relacionada com Melianthaceae, Vivianiaceae e outras duas pequenas famílias (APG 2003), e que Geraniales possivelmente é o grupo-irmão de Crossomatales (Crossomataceae, Staphyleaceae e *taxa* afins). Dentre as possíveis sinapomorfias morfológicas de Geraniales, encontramos o verticilo externo de estames (ou o único, quando só há um) opostos às sépalas, o nectário floral posicionado fora do androceu e as folhas glandulosas-dentadas. Além disso, os elementos de vaso apresentam perfurações simples.

Geraniaceae é um grupo monofilético muito bem definido, sustentado por seqüências de *rbcL* (Price e Palmer 1993). *Hypseocharis* (geralmente incluído em Oxalidaceae) é o grupo-irmão dos outros gêneros da família. Esse gênero retém o caráter plesiomórfico do fruto capsular. Todos os outros gêneros apresentam frutos esquizocárpicos, em geral com uma coluna central originada do estilete (ambas apomorfias). Flores bilaterais e a presença de sépala como esporão são provavelmente autapomorfias de *Pelargonium*, que é grupo-irmão do clado que contém *Erodium*, *Geranium* e *taxa* afins (Price e Palmer 1993). Note-se que o esporão pode somente ser reconhecido como uma linha indistinta e ligeiramente elevada no pedicelo.

As vistosas flores de Geraniaceae são polinizadas por diversos insetos; guias de néctar são comuns e o néctar é a recompensa floral. Muitas espécies são protândricas e alógamas, mas algumas são autógamas e ruderais. Os esquizocarpos da maioria das espécies de *Geranium* apresentam deiscência explosiva e ejetam as sementes (ou as sementes e as paredes dos carpelos aderidas) a muitos metros de distância. A parte distal e estéril do ovário se alonga muito no fruto (Prancha 9.9E; ver também Figura 9.59D e M). Na abertura do fruto, os segmentos se separam da coluna central, e cada segmento está composto por uma parte basal globosa (um dos lobos do ovário) e uma porção terminal em forma de arista (camada externa e fina da coluna). Os segmentos se curvam para cima e para dentro (Figura 9.59G) e, assim, as sementes podem ser ejetadas desde a parte globosa do segmento devido à dessecação e à contração da parede do carpelo. Em *Erodium*, *Pelargonium* e algumas espécies de *Geranium*, os segmentos do esquizocarpo retém as sementes e se separam da coluna central. A porção distal dos segmentos é higroscópica, e condições de umidade variáveis fazem com que se contraia e descontraia repetidamente, forçando a semente contra o solo.

Referências adicionais: Boesewinkel 1988; Rama Devi 1991; Robertson 1972a; Yeo 1984.

Fabídeas (Eurosídeas I)

Zygophyllales

Zygophyllaceae R. Brown

(Família do pau-santo)

Árvores, arbustos ou ervas, com caules freqüentemente simpodiais e articulados nos nós; **xilema com elementos de vasos, traqueídes e fibras arranjados em fileiras horizontais;** em geral produzindo saponinas esteróides ou triterpenóides, sesquiterpenos e alcalóides. Pêlos diversos. **Folhas geralmente opostas,** *normalmente dísticas,* **em geral pinado-compostas,** *sem folíolo terminal,* com freqüência fortemente resinosas, folíolos inteiros, com venação peninérvea a palmada; *em geral com presença de estípulas.* Inflorescências geralmente determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais, mas com freqüência parecendo ser laterais. Flores geralmente bissexuais, radiais. *Sépalas geralmente 5,* ± livres. *Pétalas geralmente 5, livres, geralmente ungüiculadas,* imbricadas ou convolutas. Estames 10-15; filetes geralmente associados com glândulas basais ou apêndices; grãos de pólen freqüentemente tricolporados. Carpelos geralmente 5, às vezes reduzidos a 2, conatos; *ovário* súpero, *costado ou alado,* com placentação axial; estigma, geralmente 1, capitado a lobado. Óvulos 1 a muitos por lóculo, anátropos a ortótropos. Disco nectarífero presente na base do ovário. *Fruto geralmente cápsula loculicida ou septicida ou esquizocarpo, às vezes espinhosos ou alado;* sementes às vezes ariladas; presença de endosperma.

Fórmula floral:

*, K5, C5, A10–15, G(2–5); cápsula, esquizocarpo

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais, especialmente em hábitats áridos.

Gêneros/espécies: 26/200. ***Principais gêneros:*** *Zygophyllum* (80 spp.), *Fagonia* (40), *Balanites* (20) e *Tribulus* (20). Os gêneros que ocorrem nos Estados Unidos são *Guaiacum*, *Kallstroemia*, *Larrea*, *Porlieria*, *Tribulus* e *Zygophyllum*.

Importância econômica e produtos: espécies de *Guaiacum* fornecem madeira forte, pesada e autolubrificante; a madeira de *Bulnesia* é semelhante. A família também contém numerosas plantas ornamentais, incluindo *Larrea*, *Guaiacum* e *Tribulus*.

Discussão: Zygophyllaceae é um grupo isolado, que possivelmente é o grupo-irmão dos demais integrantes das Fabídeas. A família é considerada monofilética com base em caracteres de morfologia e DNA, após a segregação de alguns gêneros (p. ex., *Nitraria, Malacocarpus* e *Peganum*) como Nitrariaceae (Sapindales) (Gadek et al. 1996; Ronse Decraene et al. 1996). Análises de seqüências de *rbcL* sugerem que Zygophyllaceae é o grupo-irmão de Krameriaceae, uma pequena família do Novo Mundo, parasita de raízes com flores bilaterais ressupinadas, cálice petalóide, duas pétalas muito modificadas em glândulas secretoras de óleo e frutos globosos e espinhosos (Cronquist 1981, Källersjö et al. 1998; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000).

Análises de seqüências de *rbcL* e *trnL-F* (Sheahan e Chase 2000) sugerem que, dentro de Zygophyllaceae, os principais clados são Tribuloideae (p. ex., *Tribulus, Kallstroemia* e *Balanites*), Larreoideae (p. ex., *Bulnesia, Guaiacum* e *Larrea*) e Zygophylloideae (p. ex., *Fagonia* e *Zygophyllum*).

As flores vistosas e nectaríferas são polinizadas por diversos insetos (Prancha 9.9A). As cápsulas de *Guaiacum* abrem, expondo as sementes coloridas ariladas, e devem ser dispersas por aves. Os esquizocarpos alados de *Bulnesia* são dispersos pelo vento, enquanto os esquizocarpos espinhosos de *Tribulus* são transportados externamente por animais.

Referências adicionais: Porter 1972; Sheahan and Cutler 1993.

Oxalidales

Oxalidaceae R. Brown
(Família da azedinha)

Ervas freqüentemente com túberas ou rizomas carnosos, arbustos a árvores; **com alto conteúdo de oxalatos solúveis e cristalinos.** Pêlos simples. *Folhas alternas e espiraladas, às vezes formando uma roseta basal, compostas palmadas a pinadas ou reduzidas e trifoliadas ou unifolioladas*, freqüentemente com pulvinos proeminentes e apresentando fechamento noturno, inteiras, muitas vezes emarginadas, com venação palmada a peninérvea; estípulas geralmente ausentes. Inflorescências determinadas, com freqüência umbeladas, às vezes reduzidas a flor solitária, axilares. Flores bissexuais, radiais, **heterostílicas** (nem sempre nas espécies ruderais). *Sépalas 5, livres. Pétalas 5, livres* ou muito ligeiramente conatas, geralmente convolutas. *Estames* geralmente 10; filetes basalmente conatos, *estames mais externos mais curtos que os mais internos;* grãos de pólen geralmente tricolpados ou tricolporados. Carpelos geralmente 5, conatos; ovário súpero, ± lobado, com placentação axial; em geral com 5 estiletes, livres; estigmas geralmente capitados ou pontuados. Óvulos geralmente muitos por lóculo, **com megasporângio de parede fina.** Néctar secretado na base dos filetes ou por glândulas que são alternas com as pétalas. *Fruto cápsula loculicida* ou baga, *freqüentemente lobado ou anguloso; sementes às vezes ariladas, a parte externa da testa elástica e curvando-se de dentro para fora, ejetando a semente do fruto* (Figura 9.60).

Fórmula floral:

*, K5, C5, A(10), G(5); cápsula, baga

Distribuição: amplamente distribuída, sobretudo em regiões tropicais e subtropicais.

Gêneros/espécies: 6/770. ***Principais gêneros:*** *Oxalis* (800 spp.) *e Biophytum* (70). Apenas *Oxalis* ocorre nos Estados Unidos e no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Averrhoa carambola* (carambola) fornece frutos comestíveis; existem diversos cultivares que diferem no grau de acidez (conteúdo de oxalato). As túberas de *Oxalis tuberosa* (oca) são consumidas nos países andinos da América do Sul.

Discussão: A monofilia de Oxalidaceae é sustentada por caracteres morfológicos e de DNA (Price e Palmer 1993).

Oxalidaceae tem sido geralmente considerada como próxima de Geraniaceae, com base nas flores actinomorfas 5-meras, na presença de 10 estames e de gineceu sincárpico e lobado (Prancha 9.9B). No entanto, todas essas semelhanças são simplesiomórficas. A presença de estiletes separados claramente separa Oxalidaceae de Geraniaceae, mas este caráter é provavelmente plesiomórfico. Estudos filogenéticos baseados em seqüências de *rbcL, atpB* e 18S indicam que Oxalidaceae é mais proximamente relacionada com Cunoniaceae e Cephalotaceae (e outras três pequenas famílias), aqui incluídas na ordem Oxalidales, do que com Geraniaceae (Price e Palmer 1993; Soltis et al. 2000). Cunoniaceae inclui árvores e arbustos pantropicais com folhas opostas, pinado-compostas e providas de estípulas; Cephalotaceae é australiana e inclui espécies de ervas insetívoras com folhas-armadilha em roseta basal. Oxalidales é morfologicamente heterogênea, mas a monofilia dessa ordem é sustentada por análises moleculares.

A presença de heterostilia, seja distilia ou tristilia, é característica de Oxalidaceae. A família é principalmente alógama, mas algumas espécies ruderais são autógamas. As flores vistosas e nectaríferas de Oxalidaceae são polinizadas por diversos insetos. A maioria das espécies apresenta autodispersão facilitada pela inversão explosiva da parte externa lisa e elástica da testa das sementes.

Referências adicionais: Denton 1973; Ornduff 1972; Robertson 1975.

Celastrales

Celastraceae R. Brown
(Família da espinheira-santa)

Árvores, arbustos ou lianas, estas últimas providas ou não de ramos modificados em forma de gancho; freqüentemente com taninos. Pêlos simples a ramificados. Folhas alternas e

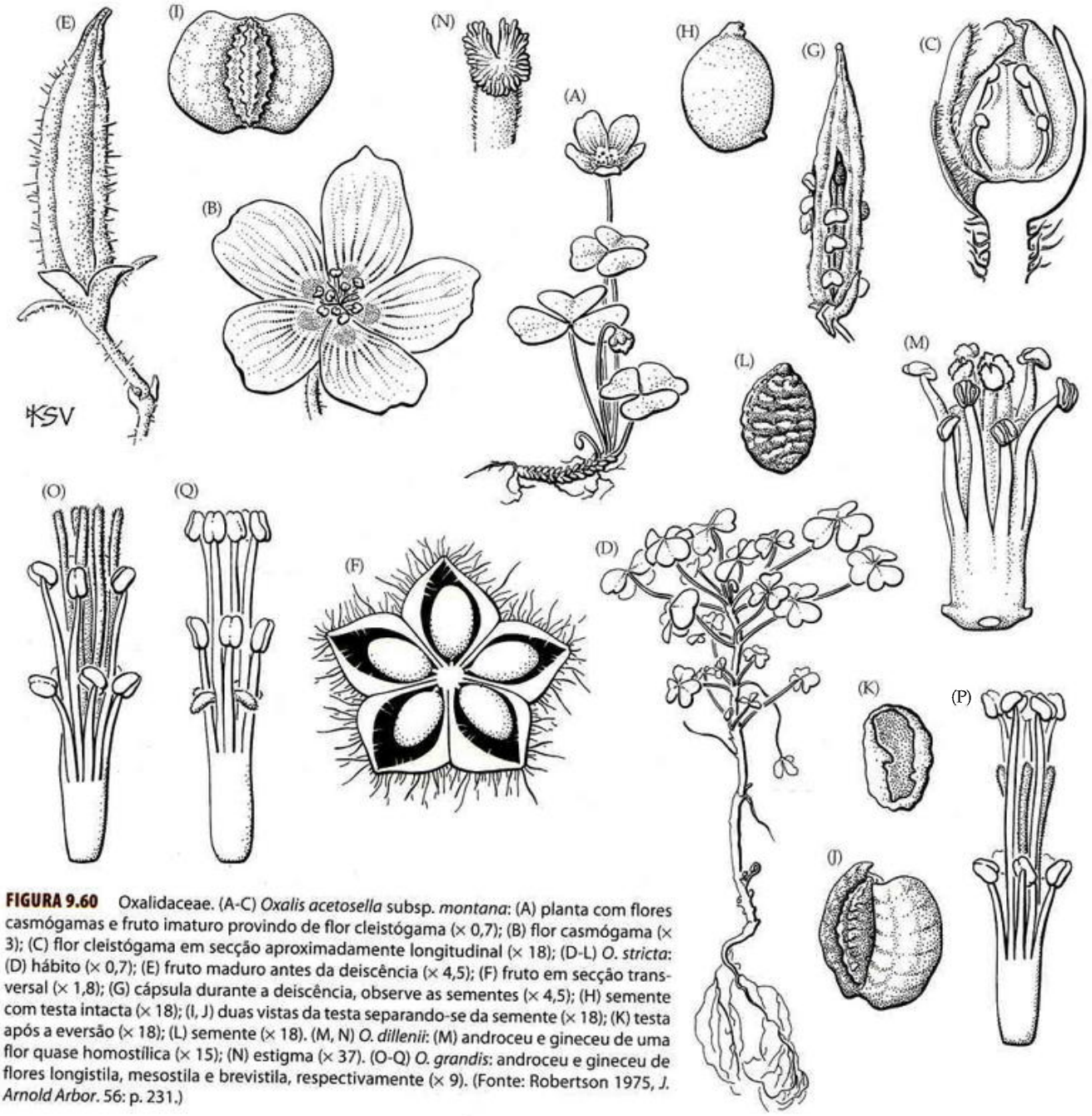


FIGURA 9.60 Oxalidaceae. (A-C) *Oxalis acetosella* subsp. *montana*: (A) planta com flores casmógamas e fruto imaturo provindo de flor cleistógama (× 0,7); (B) flor casmógama (× 3); (C) flor cleistógama em secção aproximadamente longitudinal (× 18); (D-L) *O. stricta*: (D) hábito (× 0,7); (E) fruto maduro antes da deiscência (× 4,5); (F) fruto em secção transversal (× 1,8); (G) cápsula durante a deiscência, observe as sementes (× 4,5); (H) semente com testa intacta (× 18); (I, J) duas vistas da testa separando-se da semente (× 18); (K) testa após a eversão (× 18); (L) semente (× 18). (M, N) *O. dillenii*: (M) androceu e gineceu de uma flor quase homostílica (× 15); (N) estigma (× 37). (O-Q) *O. grandis*: androceu e gineceu de flores longistila, mesostila e brevistila, respectivamente (× 9). (Fonte: Robertson 1975, *J. Arnold Arbor.* 56: p. 231.)

espiraladas ou dísticas, ou opostas, simples a serradas, com venação peninérvea; presença ou ausência de estípulas. Inflorescências geralmente determinadas, terminais ou axilares. Flores bissexuais ou ocasionalmente unissexuais (plantas monóicas a dióicas), radiais, às vezes providas de curto hipanto. *Sépalas geralmente 4 ou 5, livres a ligeiramente conatas. Pétalas 4 ou 5, livres,* imbricadas a ocasionalmente valvadas. **Estames 3-5,** *alternos com as pétalas;* filetes livres a conatos; grãos de pólen tricolporados ou triporados, ocasionalmente em tétrades ou políades. Carpelos 2-5, conatos; ovário súpero a semi-ínfero, com placentação axial, **lóculos dorsalmente protrusivos, assim os septos são apicais;** estigma capitado a lobado. Óvulos 2 a numerosos por lóculo, às vezes com megasporângio de parede fina. **Presença de disco nectarífero conspícuo,** às vezes adnato ao ovário. *Fruto cápsula loculicida (às vezes fortemente 3-lobada), esquizocarpo, drupa ou baga; sementes freqüentemente aladas ou com arilo avermelhado;* endosperma às vezes ausente.

Fórmula floral:

*, K(4–5), C4–5, A(3–5), G—(2–5)—; cápsula, drupa

Distribuição: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais, com poucas espécies estendendo-se para regiões temperadas.

Gêneros/espécies: 98/1.221. ***Principais gêneros:*** *Maytenus* (200 spp.), *Salacia* (200) e *Euonymus* (130). Gêneros importantes nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Celastrus, Crossopetalum, Euonymus, Hippocratea, Maytenus, Paxistima* e *Schaefferia.*

Importância econômica e produtos: *Celastrus, Euonymus* e *Schaefferia* são cultivados como ornamentais. Um narcótico é obtido a partir das folhas de *Catha.*

Discussão: Celastraceae é aqui circunscrita de modo amplo, incluindo Hippocrateaceae, um grupo de lianas com três estames inseridos dentro do disco nectarífero, anteras de deiscência transversa, bagas ou cápsulas trilobadas e sementes sem endosperma. Celastraceae (como aqui definida) é considerada monofilética com base em caracteres morfológicos e seqüências de DNA (Mathews e Endress 2005, Savolainen et al. 1994). O reconhecimento de Hippocrateaceae tornaria Celastraceae parafilética (Clevinger e Panero 1998; Simmons e Hedin 1999; Simmons et al. 2000, 2001). Arilos provavelmente evoluíram duas vezes dentro da família, em *Canotia* e no ancestral em comum de todos os outros gêneros com sementes ariladas (como *Catha, Euonymus, Celastrus* e *Maytenus*). Em *Hippocratea* e *taxa* afins, o arilo está modificado como uma asa basal, e, em *Salacia* e *taxa* afins, está na forma de uma polpa mucilaginosa. O grupo hippocrateóide é aparentemente monofilético, como indicado pela perda do endosperma. O arbusto *Brexia* (antes pertencente a Brexiaceae) é também incluído em Celastraceae.

Os gêneros herbáceos *Parnassia* e *Lepuropetalon* (Parnassiaceae) estão proximamente relacionados com Celastraceae (Zhang e Simmons 2006).

As flores de Celastraceae são verdes a esbranquiçadas (Prancha 9.9D), freqüentemente inconspícuas e polinizadas por abelhas, moscas e coleópteros; a recompensa floral é o néctar. Os frutos costumam ser coloridos e abrem expondo as sementes ariladas que são dispersas por aves (Prancha 9.9C). As coloridas bagas e drupas de algumas espécies também são dispersas por aves. *Hippocratea* e *taxa* afins apresentam sementes aladas que são dispersas pelo vento.

Referências adicionais: Brizicky 1964a; Hallé 1962.

Malpighiales

A monofilia de Malpighiales é indicada apenas por dados moleculares (Chase et al. 1993; Davis e Chase 2004; Hilu et al. 2003; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 1998, 2000). O grupo é morfologicamente heterogêneo, mas muitos *taxa* apresentam estigmas secos, exotegmen fibroso e folhas dentadas, cujos dentes apresentam uma única nervura terminada em um ápice congesto e freqüentemente decíduo (isto é, dentes dos tipos violóide, salicóide ou teóide). Muitas famílias são predominantemente tricarpeladas (p. ex., Euphorbiaceae, Malpighiaceae, Passifloraceae e Violaceae). Grupos como Violaceae, Salicaceae e Passifloraceae são característicos devido à placentação parietal (Cronquist 1981, 1988; Thorne 1992), e tradicionalmente tais famílias têm sido incluídas na ordem "Violales".

Malpighiales contém 38 famílias e 16.000 espécies. As principais famílias são Achariaceae, **Clusiaceae**, Chrysobalanaceae, **Euphorbiaceae**, **Hypericaceae**, **Malpighiaceae**, Ochnaceae, **Passifloraceae**, **Phyllanthaceae**, Picrodendraceae, Podostemaceae, Rafflesiaceae, **Rhizophoraceae**, **Salicaceae** e **Violaceae**.

As relações filogenéticas dentro da ordem são problemáticas, mas têm sido parcialmente esclarecidas por Chase et al. (2002), Davis e Chase (2004) e Davis et al. (2005). Salicaceae, Violaceae, Achariaceae, Turneraceae e Passifloraceae são caracterizados pela placentação parietal; a maioria das demais Malpighiales apresenta placentação axial. Achariaceae, Turneraceae e Passifloraceae estão relacionadas e todas apresentam glicosídeos cianogênicos ciclopentenóides e ácidos graxos ciclopentenóides; Passifloraceae e Turneraceae (aparentemente famílias-irmãs) apresentam flores cujos estames não estão associados com o hipanto e sementes ariladas. Rhizophoraceae e Erythroxylaceae devem ser famílias-irmãs; elas partilham tropano e alcalóides pirrolidínicos, uma gema terminal protegida por estípulas e embriões verdes. Clusiaceae, Hypericaceae e Podostemaceae apresentam pigmentos do tipo xantonas semelhantes e células ou tecidos secretores similares.

Malpighiaceae A. L. de Jussieu
(Família da acerola)

Arbustos, árvores, lianas ou ocasionalmente ervas perenes. **Pêlos variados, mas sempre unicelulares, em geral ± aderidos, em formato de T, V ou Y,** *o pedúnculo freqüentemente curto e os braços retos a curvos. Folhas geralmente opostas, simples, em* geral inteiras, ocasionalmente lobadas, com venação geralmente peninérvea, *muitas vezes com 2 ou mais glândulas no pecíolo ou na face abaxial da folha;* estípulas geralmente presentes. Inflorescências determinadas, mas freqüentemente parecendo indeterminadas, terminais ou axilares. *Flores* geralmente bissexuais, *em geral ± bilaterais.* **Sépalas** 5, livres a basalmente conatas, **com 2 conspícuas glândulas secretoras de óleo na face abaxial de todas as 5 sépalas ou das 4 sépalas laterais,** glândulas de óleo vestigiais ou ausentes em alguns *taxa* Neotropicais e na maioria dos *taxa* Paleotropicais. *Pétalas 5, livres,* **geralmente ungüiculadas,** freqüentemente com margens onduladas ou dentadas (Prancha 9.10D), *uma delas ligeiramente maior ou menor do que as outras e às vezes também com coloração diferente,* imbricadas. Estames geralmente 10; *filetes em geral basalmente conatos;* grãos de pólen geralmente 3-5-colporados ou 4 a poliporados. *Carpelos geral-*

Chave para as Principais Famílias de Malpighiales

1. Plantas aquáticas, geralmente em águas com correnteza; caules, raízes e folhas freqüentemente pouco diferenciados . . . . . Podostemonaceae
1. Plantas terrestres ou de manguezais; caules, raízes e folhas claramente diferenciados 2
2. Plantas com látex branco ou colorido, ou com outros exsudados em canais secretores, ou resinas claras a escuras em cavidades secretoras (glândulas pelúcidas) 3
2. Plantas sem resinas ou látex, sem canais ou cavidades secretoras. 5
3. Folhas geralmente opostas ou verticiladas, sem estípulas, com resinas claras, pretas ou ± coloridas ou exsudados em canais ou cavidades secretoras; flores bissexuais ou unissexuais; estiletes geralmente não divididos e o número de estigmas igual ou menor ao de carpelos; fruto cápsula, baga ou drupa 4
3. Folhas geralmente alternas, com estípulas, com látex branco (raramente colorido); flores sempre unissexuais, estiletes bifurcados a muito divididos (e então o número de estigmas maior do que o número de carpelos); fruto ± esquizocárpico. . . . . **Euphorbiaceae**
4. Sistema secretor formado por canais ou canais e cavidades; caules com látex colorido; flores bissexuais ou unissexuais, com estiletes curtos a alongados e estigmas geralmente ± expandidos; sementes com freqüência ariladas. . . . . **Clusiaceae**
4. Sistema secretor geralmente formado por cavidades; caule com seiva translúcida; flores bissexuais, com estiletes alongados e estigmas diminutos; sementes não ariladas . . . . . **Hypericaceae**
5. Estilete ginobásico, gineceu aparentemente com um único carpelo ou ovário profundamente lobado e parecendo ser constituído por carpelos livres 6
5. Estilete terminal; gineceu claramente sincárpico. 7
6. Gineceu aparentemente de um único carpelo, com estilete lateral, fruto uma única drupa . . . . Chrysobalanaceae
6. Gineceu sincárpico, ovário profundamente lobado, desenvolvendo-se em muitas subunidades drupóides que contrastam em cor com o receptáculo expandido . . . . . Ochnaceae
7. Placentação axial 8
7. Placentação parietal 12
8. Flores unissexuais; estiletes não divididos até secundariamente divididos muitas vezes (e então, mais numerosos do que os carpelos) 9
8. Flores bissexuais; estiletes não divididos secundariamente 10

mente 3, conatos; ovário súpero, com placentação axial; estiletes geralmente livres; estigmas variados. Um óvulo por lóculo, megagametófito geralmente 16-nucleado. Nectários ausentes. *Fruto geralmente esquizocarpo samaróide, esquizocarpo, drupa provida de caroço contendo 3 sementes,* ou nucóide; embrião reto a curvado; endosperma ± ausente (Figura 9.61).

Fórmula floral:

X, K(5), C1+4, A(10), G(3); esquizocarpo samaróide, drupa, baga, nucóide

Distribuição: mais ou menos pantropical, porém especialmente diversa na América do Sul.

Gêneros/espécies: 66/1.200. ***Principais gêneros:*** *Byrsonima* (150 spp.), *Heteropterys* (120), *Banisteriopsis* (92), *Tetrapterys* (90), *Stigmaphyllon* (90) *e Bunchosia* (75). *Aspicarpa, Byrsonima, Galphimia, Janusia* e *Malpighia* ocorrem nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: as drupas de *Malpighia emarginata* (acerola) são comestíveis e contêm grandes quantidades de vitamina C. *Malpighia, Stigmaphyllon, Galphimia* e *Byrsonima* apresentam espécies ornamentais. *Banisteriopsis caapi* contém alcalóides narcóticos.

Discussão: não há dúvidas sobre a monofilia de Malpighiaceae, que é sustentada tanto por caracteres morfológicos quanto por seqüências de cpDNA (Chase et al. 1993; Soltis et al. 2000). Tradicionalmente, duas subfamílias são reconhecidas com base na presença de fruto alado *versus* não-alado e são seguramente artificiais (Anderson 1977). Frutos carnosos (como os de *Malpighia* e *Byrsonima*) evoluíram muitas vezes dentro da família. A forma do estilete e estigma, a estrutura do pólen e o número cromossômico são filogeneticamente significativos dentro da família (Anderson 1977). Duas subfamílias são reconhecidas com base em seqüências de DNA (Davis et al. 2001): Byrsonimoideae (incluindo *Byrsonima* e alguns outros gêneros) apresentam um número cromossômico base igual a 6, enquanto os outros gêneros pertencem a Malpighioideae e são caracterizados por $x = 10$.

9. Cada lóculo com um único óvulo; sementes freqüentemente ariladas . . . . . **Euphorbiaceae**
9. Cada lóculo com dois óvulos; sementes não-ariladas . . . . . **Phyllanthaceae**
10. Pêlos em formato de T, V ou Y, o pedúnculo freqüentemente curto e os braços retos a retorcidos; sépalas muitas vezes com pares de glândulas abaxiais produtoras de óleos; pétalas geralmente ungüiculadas . . . . . **Malpighiaceae**
10. Pêlos simples; sépalas sem glândulas; pétalas não-ungüiculadas 11
11. Folhas opostas; estípulas interpeciolares; pétalas em geral ciliadas ou pilosas e individualmente envolvendo um ou um conjunto de estames; freqüentemente plantas de manguezais . . . . . **Rhizophoraceae**
11. Folhas alternas; estípulas laterais; pétalas não-ciliadas ou pilosas e não envolvendo estames; plantas não de manguezais . . . . . Ochnaceae
12. Flores com uma corona consistindo em uma ou mais fileiras de filamentos ou escamas, geralmente dispostas sobre um hipanto; ovário geralmente disposto sobre um ginóforo curto a alongado; freqüentemente lianas com gavinhas; arilo carnoso . . . . . **Passifloraceae**
12. Flores sem corona, geralmente sem hipanto e sem ginóforo; árvores a ervas; sempre sem gavinhas; arilo carnoso a duro e oleoso 13
13. Flores geralmente bilaterais; geralmente 5 estames, filetes muito curtos e estames muito juntos do estilete, conectivo proeminente, alguma ou todas as anteras com nectário glanduloso ou como espora na parte posterior; 1 estilete, freqüentemente expandido na região distal; 1 estigma, às vezes lobado . . . . . **Violaceae**
13. Flores radiais; estames, geralmente 10 a numerosos, às vezes poucos e então as flores em amentos, filetes alongados e estames não-próximos do estilete, conectivo não-proeminente, anteras sem tecido secretor de néctar; estiletes, muitos a 1, não-expandido apicalmente; estigmas, 2 a muitos 14
14. Folhas sem dentes salicóides; pétalas muito mais numerosas que as sépalas; disco nectarífero ausente; anteras geralmente lineares, presença de glicosídeos cianogênicos . . . . . Achariaceae
14. Folhas com dentes salicóides; pétalas ausentes ou, se presentes, em número igual ao das sépalas, ou sépalas e pétalas ausentes, disco ou glândula nectarífera presente, mas estes às vezes ausentes se as flores estão dispostas em amentos; anteras geralmente globosas ou ovóides; compostos cianogênicos ausentes . . . . . **Salicaceae**

Nos Neotrópicos, a família é principalmente polinizada por abelhas coletoras de óleo, enquanto as espécies do Velho Mundo são polinizadas por abelhas à procura de pólen. A maioria das espécies de Malpighiaceae é alógama, mas a autogamia também ocorre e algumas são agamospérmicas. Frutos alados, como os de *Stigmaphyllon* e *Tetrapterys*, são dispersos pelo vento; frutos carnosos, como os de *Malpighia*, *Byrsonima* e *Bunchosia*, são dispersos por aves ou mamíferos.

Referências adicionais: Anderson 1979, 1990; Rao and Sarma 1992; Robertson 1972b; Vogel 1990.

Euphorbiaceae A. L. de Jussieu
(Família da mandioca e da seringueira)

Árvores, arbustos, ervas ou lianas, às vezes suculentas e com aspecto de cactos; floema interno às vezes presente; quimicamente diversas, com alcalóides, diterpenos ou triterpenos, taninos e glicosídeos cianogênicos; *freqüentemente com laticíferos* contendo látex branco ou colorido; *geralmente venenosas.* Pêlos simples a ramificados, estrelados ou peltados. *Folhas geralmente alternas e espiraladas ou dísticas,* às vezes opostas, simples, às vezes palmado-lobadas ou compostas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea a palmada; *às vezes com pares de glândulas na base da lâmina ou do pecíolo; estípulas geralmente presentes. Inflorescências* determinadas, mas freqüentemente *muito modificadas, às vezes formando falsas flores* como nos *ciátios* de *Euphorbia,* terminais ou axilares. **Flores unissexuais** (plantas monóicas ou dióicas), geralmente radiais, vistosas a inconspícuas. Sépalas geralmente 2-6, livres a ligeiramente conatas. Pétalas geralmente 0-5, livres a ligeiramente conatas, valvadas ou imbricadas, às vezes ausentes. Estames 1 a numerosos; filetes livres a conatos; grãos de pólen tricolporados ou poliporados. Carpelos geralmente 3, conatos; ovário súpero geralmente 3-lobado, com placentação axial; **estiletes** *geralmente 3,* **em geral bífidos ou muito divididos;** estigmas variados. **Óvulos 1 por lóculo.** Disco nectarífero geralmente presente. **Fruto em geral esquizocárpico, com segmentos elasticamente deiscentes a partir de uma coluna central persistente;** sementes com freqüência ariladas; embrião reto a curvo (Figuras 9.62 e 9.63).

FIGURA 9.61 Malpighiaceae. *Byrsonima lucida*: (A) ramo florido (× 1,5); (B) flor (× 7,5); (C) cálice mostrando as glândulas de uma sépala (glândulas das outras sépalas removidas) (× 11); (D) flor em secção longitudinal (× 8); (E, F) estames (× 22); (G) drupa (× 3); (H) caroço (× 6); (I) caroço em secção transversal, mostrando três sementes e embriões (× 6); (J, K) lados opostos do mesmo embrião (× 9,5). (Fonte: Robertson 1972, *J. Arnold Arbor.* 53: p. 110.)

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, K(2–6), C(0–5), A(1–∞), G0

Flor carpelada: *, K(2–6), C(0–5), A0, G(3); esquizocarpo

Distribuição: amplamente distribuída, porém mais diversa em regiões tropicais.

Gêneros/espécies: 222/6.100. ***Principais gêneros:*** *Euphorbia* (2.400 spp.), *Croton* (1.300), *Acalypha* (400), *Manihot* (150), *Tragia* (150), *Jatropha* (150), *Mallotus* (120), *Sapium* (100) e *Dalechampia* (100). Numerosos gêneros estão representados nos Estados Unidos e/ou no Canadá; alguns destes (além dos supracitados) são *Argythamnia, Bernardia, Cnidoscolus, Reverchonia, Sapium, Sebastiania* e *Stillingia*.

Importância econômica e produtos: *Hevea brasiliensis* (seringueira) é a fonte da maior parte da borracha natural e também fornece madeira; *Aleurites moluccana* e *A. fordii* (pinhão-manso) são fonte de óleos utilizados na fabricação de pinturas e vernizes; *Sapium sebiferum* é fonte de cera e gor-

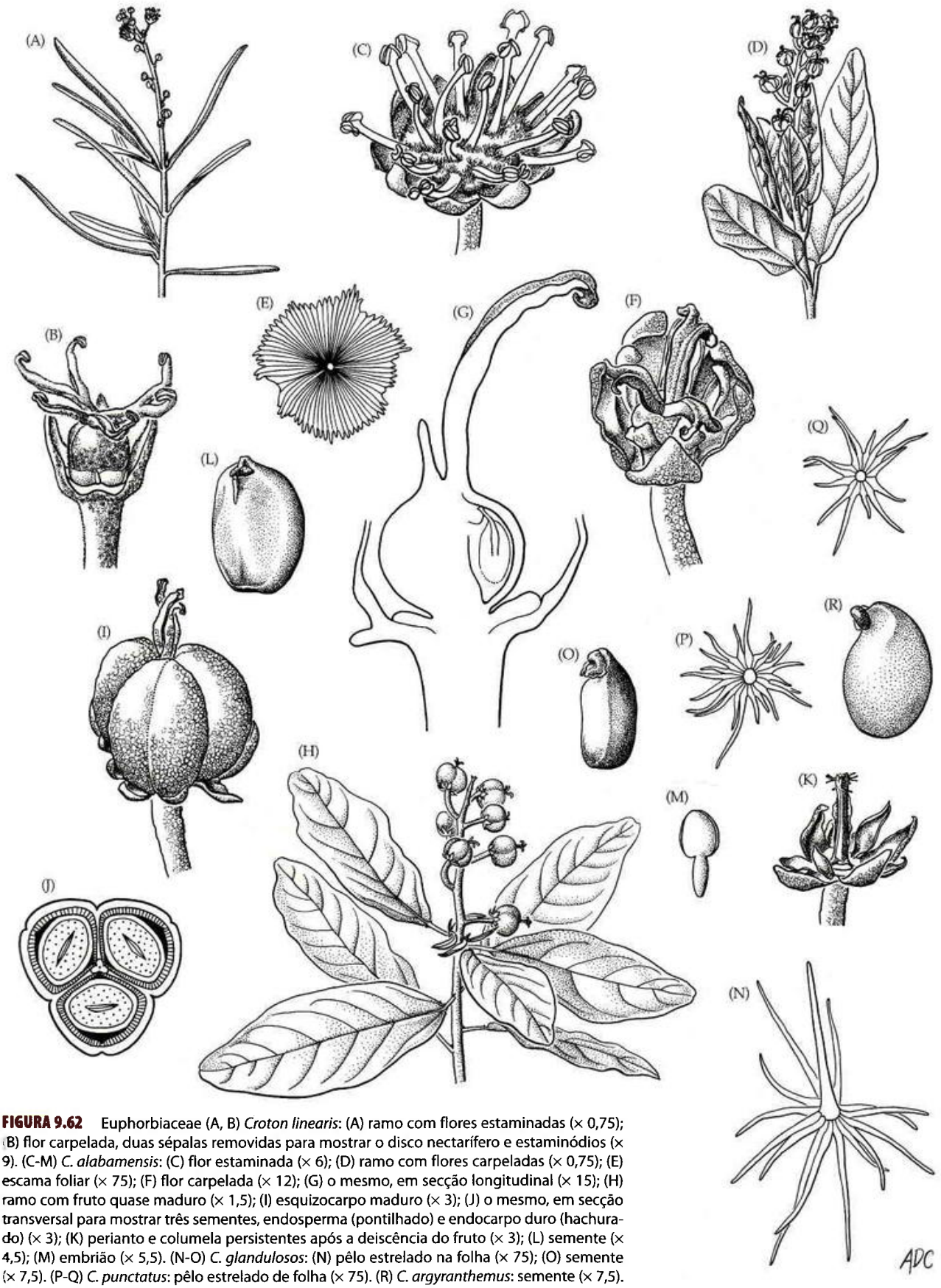


FIGURA 9.62 Euphorbiaceae (A, B) *Croton linearis*: (A) ramo com flores estaminadas (× 0,75); (B) flor carpelada, duas sépalas removidas para mostrar o disco nectarífero e estaminódios (× 9). (C-M) *C. alabamensis*: (C) flor estaminada (× 6); (D) ramo com flores carpeladas (× 0,75); (E) escama foliar (× 75); (F) flor carpelada (× 12); (G) o mesmo, em secção longitudinal (× 15); (H) ramo com fruto quase maduro (× 1,5); (I) esquizocarpo maduro (× 3); (J) o mesmo, em secção transversal para mostrar três sementes, endosperma (pontilhado) e endocarpo duro (hachurado) (× 3); (K) perianto e columela persistentes após a deiscência do fruto (× 3); (L) semente (× 4,5); (M) embrião (× 5,5). (N-O) *C. glandulosos*: (N) pêlo estrelado na folha (× 75); (O) semente (× 7,5). (P-Q) *C. punctatus*: pêlo estrelado de folha (× 75). (R) *C. argyranthemus*: semente (× 7,5). (Fonte: Webster 1967, *J. Arnold Arbor.* 48: p. 356.)

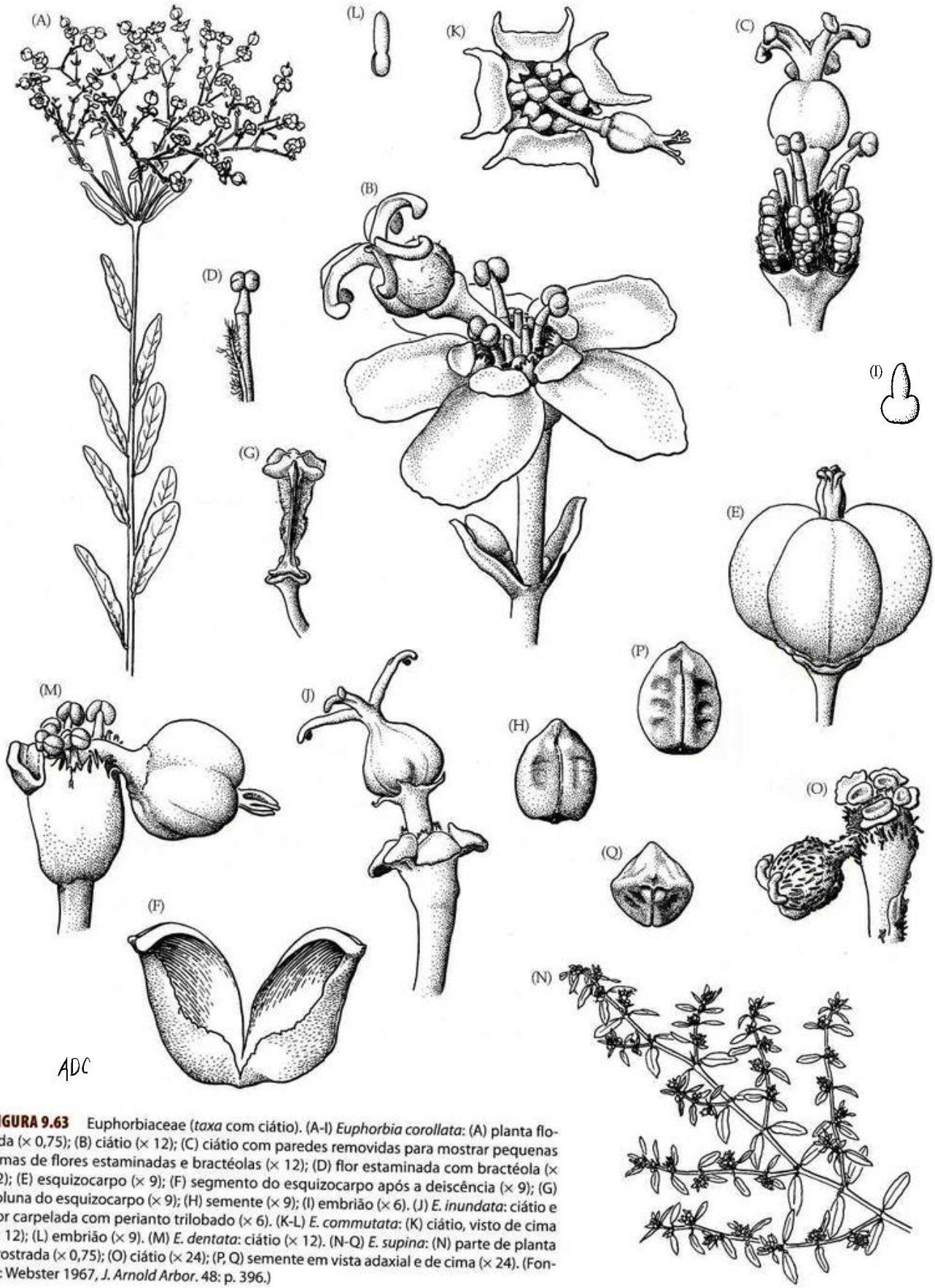


FIGURA 9.63 Euphorbiaceae (*taxa* com ciátio). (A-I) *Euphorbia corollata*: (A) planta florida (× 0,75); (B) ciátio (× 12); (C) ciátio com paredes removidas para mostrar pequenas cimas de flores estaminadas e bractéolas (× 12); (D) flor estaminada com bractéola (× 12); (E) esquizocarpo (× 9); (F) segmento do esquizocarpo após a deiscência (× 9); (G) coluna do esquizocarpo (× 9); (H) semente (× 9); (I) embrião (× 6). (J) *E. inundata*: ciátio e flor carpelada com perianto trilobado (× 6). (K-L) *E. commutata*: (K) ciátio, visto de cima (× 12); (L) embrião (× 9). (M) *E. dentata*: ciátio (× 12). (N-Q) *E. supina*: (N) parte de planta prostrada (× 0,75); (O) ciátio (× 24); (P, Q) semente em vista adaxial e de cima (× 24). (Fonte: Webster 1967, *J. Arnold Arbor.* 48: p. 396.)

dura vegetais; espécies de *Euphorbia* produzem hidrocarbonetos reduzidos que podem ser utilizados na elaboração de combustíveis. Muitas espécies são venenosas e muitas são utilizadas na medicina (ver Rizk 1987). Muitas espécies de *Euphorbia* e *Hippomane* têm sido utilizadas como veneno para flechas e integrantes de muitos gêneros são utilizados como veneno para capturar peixes. Surpreendentemente, muitas espécies apresentam partes comestíveis, as grossas raízes de *Manihot esculenta* (mandioca) são importante fonte de amido em regiões tropicais. As folhas de *Cnidoscolus chayamansa* são utilizadas como verdura. Por fim, muitas espécies de *Euphorbia* (bico-de-papagaio e muitas espécies suculentas), *Jatropha, Codiaeum* e *Acalypha* são cultivadas como ornamentais.

Discussão: a família tem sido freqüentemente considerada próxima de Malvales, apesar de dados moleculares sugerirem que esta é melhor localizada em uma Malpighiales amplamente circunscrita (como neste texto).

Euphorbiaceae é extremamente diversa e tem sido às vezes dividida em numerosas famílias ou tida como polifilética. A monofilia de Euphorbiaceae amplamente circunscrita não tem recebido suporte em análises filogenéticas recentes baseadas em DNA (APG 2003; Chase et al. 2002; Davis e Chase 2004; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000), e os integrantes desse "grupo" são aqui repartidos em quatro famílias: Euphorbiaceae s.s., Phyllanthaceae, Picrodendraceae e Putranjivaceae. *Drypetes* e *Putranjiva* contêm óleo de mostarda e são aqui incluídas em Putranjivaceae. As três primeiras famílias são grandes, morfologicamente variáveis e serão discutidas em detalhes a seguir. As relações evolutivas dentro das Euphorbiaceae amplamente delimitadas têm sido extensivamente estudadas por Webster (1967, 1987, 1994a,b), que reconheceu cinco subfamílias.

Phyllanthaceae (p. ex., *Bischofia, Phyllanthus, Glochidion* e *Antidesma*) é caracterizada por apresentar dois óvulos por lóculo e sementes sem arilo (ver o tratamento para esta família). Em contraste, Euphorbiaceae, como delimitada neste texto, apresenta um único óvulo por lóculo e sementes geralmente ariladas. Os integrantes de Phyllanthaceae eram antes incluídos na subfamília Phyllanthoideae (de Euphorbiaceae) por Webster, o qual sugeriu que representavam um grupo primitivo do qual derivaram as outras subfamílias. Picrodendraceae (p. ex., *Oldfieldia, Picrodendron* e *Pseudanthus*; tratados como Euphorbiaceae subfamília Oldfieldioideae por Webster) também apresentam dois óvulos por lóculo. A presença de pólen espinhoso sustenta a monofilia de Picrodendraceae; tanto Phyllanthaceae quanto Euphorbiaceae apresentam pólen não-espinhoso. A monofilia de Euphorbiaceae, em sua delimitação restrita, é sustentada por apresentar um único óvulo por lóculo, flores unissexuais, estiletes ± divididos e frutos esquizocárpicos. Gineceus similares com estiletes divididos e frutos esquizocárpicos devem ter evoluído independentemente em Phyllanthaceae. Picrodendraceae carece de estiletes divididos e disco nectarífero.

Pelo menos quatro subfamílias podem ser reconhecidas dentro de Euphorbiaceae s.s. (Wurdack et al. 2005). Estas são Acalyphoideae (*Acalypha, Alchornea, Tragia, Ricinus* e *taxa* afins), que carecem de látex; Crotonoideae (*Croton, Manihot, Jatropha, Codiaeum, Aleurites, Cnidoscolus*, etc.) e Euphorbioideae (*Hippomane, Hura, Euphorbia, Gymnanthes, Stillingia, Sapium*, etc.), que apresentam látex. Crotonoideae apresenta pólen caracteristicamente poliporado, pêlos freqüentemente estrelados, peltados ou ramificados e látex branco a colorido, não-cáustico, enquanto Euphorbioideae apresenta pólen tricolporado, pêlos simples e látex branco, freqüentemente cáustico. Euphorbioideae contém a grande tribo Euphorbieae (principalmente *Euphorbia*, que inclui *Poinsettia, Chamaesyce*, etc.). Essa tribo é considerada monofilética com base nas inflorescências, que são ciátios (Prancha 9.10F; Figura 9.63B). A flor carpelada é rodeada por numerosas flores estaminadas (cada uma delas reduzida a um único estame) dentro de uma estrutura como taça formada por uma inflorescência cimosa muito reduzida e associada com brácteas. Cada ciátio está associado com 1 a 5 glândulas de néctar, às vezes providas de apêndices petalóides.

A maioria das Euphorbiaceae é polinizada por insetos (moscas, abelhas, vespas e borboletas) à procura de néctar. Provavelmente algumas espécies são polinizadas por aves, morcegos e outros mamíferos. *Acalypha, Ricinus* e *Alchornea*, dentre outras, são polinizadas pelo vento. A polinização cruzada é promovida pela maturação das flores carpeladas antes das estaminadas. A maioria das espécies apresenta esquizocarpos elásticos. Os grandes frutos de *Hevea* ou *Hura* ejetam as sementes a muitos metros de distância. Algumas espécies são secundariamente dispersas pela água, enquanto aquelas com arilos oleosos às vezes são dispersas por formigas. Alguns *taxa* apresentam arilos carnosos (ou frutos carnosos indeiscentes) e são dispersas por aves.

Referências adicionais: Levin 1986; Park and Elisens 2000; Rao 1971; Rizk 1987; Steinmann and Porter 2002; Sutter and Endress 1995.

Phyllanthaceae J. G. Agardh
(Família do quebra-pedra)

Árvores, arbustos ou ervas, às vezes com ramos dimórficos (horizontais e eretos) ou filocládios; quimicamente diversas, com alcalóides, saponinas triterpênicas e taninos; ausência de laticíferos; geralmente venenosas. Pêlos simples. *Folhas alternas, freqüentemente dísticas, em geral simples*, inteiras a serreadas, com venação peninérvea; *geralmente com presença de estípulas.* Inflorescências determinadas, axilares, ocasionalmente reduzidas a uma flor solitária. **Flores unissexuais** *(plantas monóicas ou dióicas), radiais, ± inconspícuas.* Sépalas geralmente 5, livres ou ligeiramente conatas. Pétalas geralmente 0-5, livres a ligeiramente conatas, imbricadas, com freqüência reduzidas ou ausentes. Estames 3-8, ocasionalmente em quantidade maior ou menor; filetes livres a conatos; grãos de pólen tricolporados ou policolporados a poliporados, ou inaperturados. *Carpelos geralmente 3, conatos; ovário súpero, geralmente 3-lobado,* com placentação axial; *estiletes geralmente 3,* **em geral bífidos,** ocasionalmente inteiros; estigmas diversos. *Óvulos 2 por lóculo. Disco nectarífero geralmente presente.* **Fruto geralmente esquizocarpo, com segmentos elasticamente deiscentes a partir de uma coluna central persistente,** *às vezes baga ou drupa; sementes não ariladas;* embrião reto a ligeiramente curvo.

(A)

Malpighiales: Clusiaceae
Clusia lanceolata: flor carpelada

C. lanceolata: flor estaminada

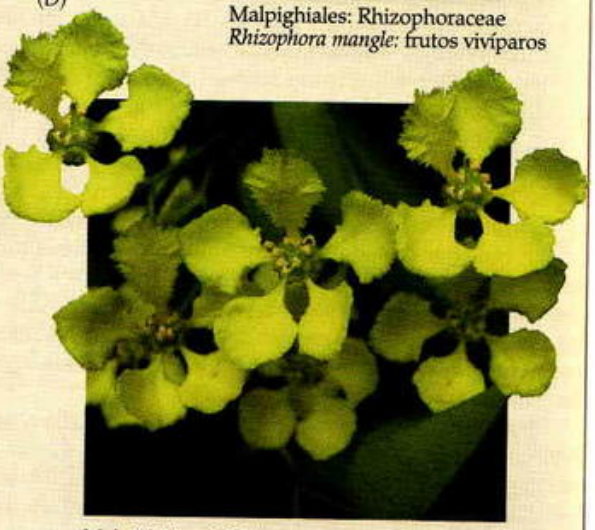
(B)

Malpighiales: Rhizophoraceae
Rhizophora mangle: frutos vivíparos

(C)

Malpighiales: Salicaceae
Casearia crassinervis: flores

(D)



Malpighiales: Malpighiaceae
Mascagnia macroptera: flowers

(E)

Malpighiales: Euphorbiaceae, Crotonoideae
Jatropha interigma: flores carpeladas

(F)

Malpighiales: Euphorbiaceae, Euphorbioideae
Euphorbia cotinifolia: ciátio, diferentes estágios de desenvolvimento

E. pulcherrima: ciátio

(G)

Malpighiales: Passifloraceae
Passiflora caerulea: flor

PRANCHA 9.10 Eudicotiledôneas: Malpighiales

(H)

Malpighiales: Violaceae
Viola sororia: flor em secção longitudinal

(I)

Malpighiales: Passifloraceae
Passiflora incarnata: frutos imaturos

(J)

Malpighiales: Hypericaceae
Hypericum tetrapetalum: flor

(K)

Malpighiales: Hypericaceae
Triadenum virginicum: folha com glândulas pelúcidas

(L)

Malpighiales: Salicaceae
Salix caroliniana: amentos estaminados

S. caroliniana: amento carpelado

PRANCHA 9.10 Eudicotiledôneas: Malpighiales

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, K(5), C(0–5), A(3–∞), G0

Flor carpelada: *, K(5), C(0–5), A0, G(3), esquizocarpo, drupa

Distribuição: amplamente distribuída, porém mais diversa em regiões tropicais.

Gêneros/espécies: 55/1.745. ***Principais gêneros:*** *Phyllanthus* (1.270 spp., incluindo *Breynia* e *Glochidion*), *Antidesma* (150) e *Cleistanthus* (140). O grupo é representado nos Estados Unidos e/ou no Canadá por *Andrachne, Bischofia, Phyllanthus* e *Savia*.

Importância econômica e produtos: muitas espécies são utilizadas na medicina ou como veneno para capturar peixes. Algumas poucas espécies de *Bischofia* e *Phyllanthus* são ornamentais. Algumas espécies de *Phyllanthus* e *Antidesma* fornecem drupas comestíveis ricas em vitamina C.

Discussão: Phyllanthaceae pode ser facilmente distinguida de Euphorbiaceae, na qual tem sido freqüentemente incluída, pelo gineceu com lóculos 2-ovulados (vs. lóculos 1-ovulados). Phyllanthaceae também carece de laticíferos (com látex branco ou colorido) e das sementes ariladas tão características de muitas Euphorbiaceae. Pode também ser separada da pequena família Picrodendraceae (principalmente do Hemisfério Sul, p. ex., *Austrobuxus, Oldfieldia, Pseudanthus, Tetracoccus* e *Picrodendron*), que também apresenta lóculos 2-ovulados, pela presença de um disco nectarífero, pela freqüente presença de estiletes bífidos e pela ausência do pólen espinhoso (característico de Picrodendraceae). Estudos moleculares têm demonstrado que Phyllanthaceae, Picrodendraceae e Euphorbiaceae representam três linhagens distintas e que Phyllanthaceae é aparentemente o grupo-irmão de Picrodendraceae (Chase et al. 2002; Davis e Chase 2004; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000; Wurdack et al. 2004). Phyllanthaceae é presumivelmente monofilética com base nas flores unissexuais, nos estiletes bífidos e nos frutos esquizocárpicos; todos esses caracteres evidentemente evoluíram de modo independente em Euphorbiaceae. A família compreende dois clados principais: *Phyllanthus, Savia, Cleistanthus, Andrachne*

e *taxa* afins (inflorescências fasciculadas, ausência de células epidérmicas taníferas, frutos geralmente de deiscência explosiva e plantas monóicas) e *Antidesma, Bischofia, Hieronyma* e *taxa* afins (inflorescências alongadas, presença de células epidérmicas taníferas, frutos tardia ou incompletamente deiscentes, ou indeiscentes e plantas dióicas) (Samuel et al 2005; Wurdack et al 2004).

As pequenas flores de muitas Phyllanthaceae são polinizadas por pequenos insetos generalistas, principalmente moscas ou abelhas. Mutualismo envolvendo mariposas do gênero *Epicephala* ocorre em muitas espécies de *Phyllanthus* (Kawakita e Kato 2004). As espécies com frutos esquizocárpicos apresentam dispersão balística de sementes, enquanto aquelas com frutos carnosos (e às vezes coloridos) são principalmente dispersas por aves.

Referências adicionais: Webster 1967,1994a,b.

Clusiaceae Lindley
(= Guttiferae A. L. de Jussieu)
(Família do bacupari)

Árvores, arbustos ou lianas; **com látex colorido** *em cavidades ou canais secretores.* Pêlos simples, multicelulares. *Folhas geralmente opostas ou verticiladas, simples,* inteiras, com venação peninérvea, *com glândulas pelúcidas e/ou canais secretores;* estípulas ausentes, embora pares de glândulas possam estar presentes nos nós. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, geralmente terminais. Flores bissexuais a unissexuais (neste caso plantas geralmente dióicas), radiais. *Sépalas geralmente 2-5,* e livres. *Pétalas geralmente 4-5,* ocasionalmente mais numerosas, *livres, com freqüência assimétricas,* imbricadas ou convolutas. *Estames geralmente numerosos,* os mais internos se desenvolvem antes dos mais externos, livres ou variavelmente conatos, freqüentemente fasciculados, às vezes com glândulas; grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos geralmente 2-5,* às vezes numerosos, conatos; ovário súpero, com placentação geralmente axial, ou às vezes parietal; *estigmas peltados, lobados ou capitados, em geral expandidos em relação aos estiletes que são curtos a alongados.* Óvulos 1 a numerosos por carpelo, com megasporângio de parede fina. Nectários geralmente ausentes. *Fruto cápsula variavelmente deiscente,* baga ou drupa; *sementes ariladas ou não;* embrião reto, os cotilédones de muito grandes a pequenos, neste último caso com hipocótilo expandido; endosperma escasso ou ausente.

Fórmula floral:

*, K2–10, C2–14, A∞, G(2–5 (–∞)); cápsula, baga, drupa

Distribuição: principalmente pantropical.

Gêneros/espécies: 27/1.000. ***Principais gêneros:*** *Garcinia* (200 spp.), *Calophyllum* (190), *Clusia* (160) e *Mammea* (70). *Clusia* ocorre nos Estados Unidos (no sul da Flórida).

Importância econômica e produtos: os frutos de *Garcinia mangostana* (mangostim) e *Mammea americana* (abricó) são muito apreciados. Muitos gêneros fornecem madeira.

Discussão: Clusiaceae é considerada monofilética com base em sinapomorfias morfológicas e moleculares (Chase et al. 2002; Gustaffson et al. 2002). A família está mais proximamente relacionada com Podostemaceae, uma estranha família de plantas aquáticas de ambientes de correnteza; com Hypericaceae, uma família que ocorre em regiões mais temperadas e que apresenta folhas com glândulas pelúcidas e flores com estigmas diminutos e estiletes finos; e também com Bonnetiaceae, uma família principalmente Neotropical, sem látex e com folhas serruladas. É notável que Clusiaceae, Hypericaceae e Podostemaceae apresentam canais ou cavidades secretoras, pigmentos de xantonas e óvulos com megasporângio de parede fina. Hypericaceae freqüentemente é considerada uma subfamília dentro de Clusiaceae (Hypericoideae), mas nesta delimitação ampla Clusiaceae aparentemente não é monofilética, como resultado da relação de grupos-irmãos entre Hypericaceae e Podostemaceae. O nome tradicional da família, Guttiferae, significa "que leva goma" e refere-se ao látex colorido do grupo.

As relações infrafamiliares têm sido estudadas por Stevens (com. pess.) e Gustaffson et al. (2002). Kielmeyeroideae (p. ex., *Calophyllum, Mammea,* e *Mesua*) é o grupo-irmão de Clusioideae e inclui plantas com canais secretores e às vezes com folhas com machas negras; androceu não claramente fasciculado; estiletes curtos a alongados, geralmente conatos; embrião com cotilédones de tamanho moderado a muito grande; e ramos com gema apical exposta. Clusioideae (p. ex., *Garcinia* e *Clusia*) inclui plantas com canais secretores; androceu fasciculado ou não; estiletes geralmente curtos e conatos; embrião com hipocótilo geralmente muito grande; e gema apical geralmente protegida pelas bases dos pecíolos.

Clusia é notável por sua diversidade de hábitos. Algumas espécies começam a crescer como epífitos, desenvolvendo-se como estrangulantes; outras apresentam numerosas raízes adventícias que auxiliam na sustentação dos caules.

As vistosas flores de Clusiaceae apresentam estames conspícuos e são polinizadas principalmente por abelhas e vespas (Prancha 9.10A). O pólen freqüentemente é a recompensa floral, mas alguns *taxa* (p. ex., *Clusia*) secretam resinas terpenóides. Espécies com frutos carnosos (p. ex., *Mammea, Calophyllum, Garcinia*) ou com cápsulas que na deiscência expõem sementes ariladas e coloridas (p. ex., *Clusia*) geralmente são dispersas por aves ou mamíferos.

Referências adicionais: Ramirez and Gomez 1978; Wood and Adams 1976.

Hypericaceae A. L. de Jussieu
(Família da erva-de-são-joão)

Árvores, arbustos ou ervas; *com seiva resinosa, translúcida ou preta, em cavidades secretoras.* Pêlos simples, multicelulares. *Folhas opostas ou verticiladas, simples, inteiras,* com venação peninérvea, *com glândulas pelúcidas ou manchas pretas (ou linhas;* Prancha 9.10K); estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, geralmente terminais. Flores bissexuais, radiais. *Sépalas 4-5,* livres ou ligei-

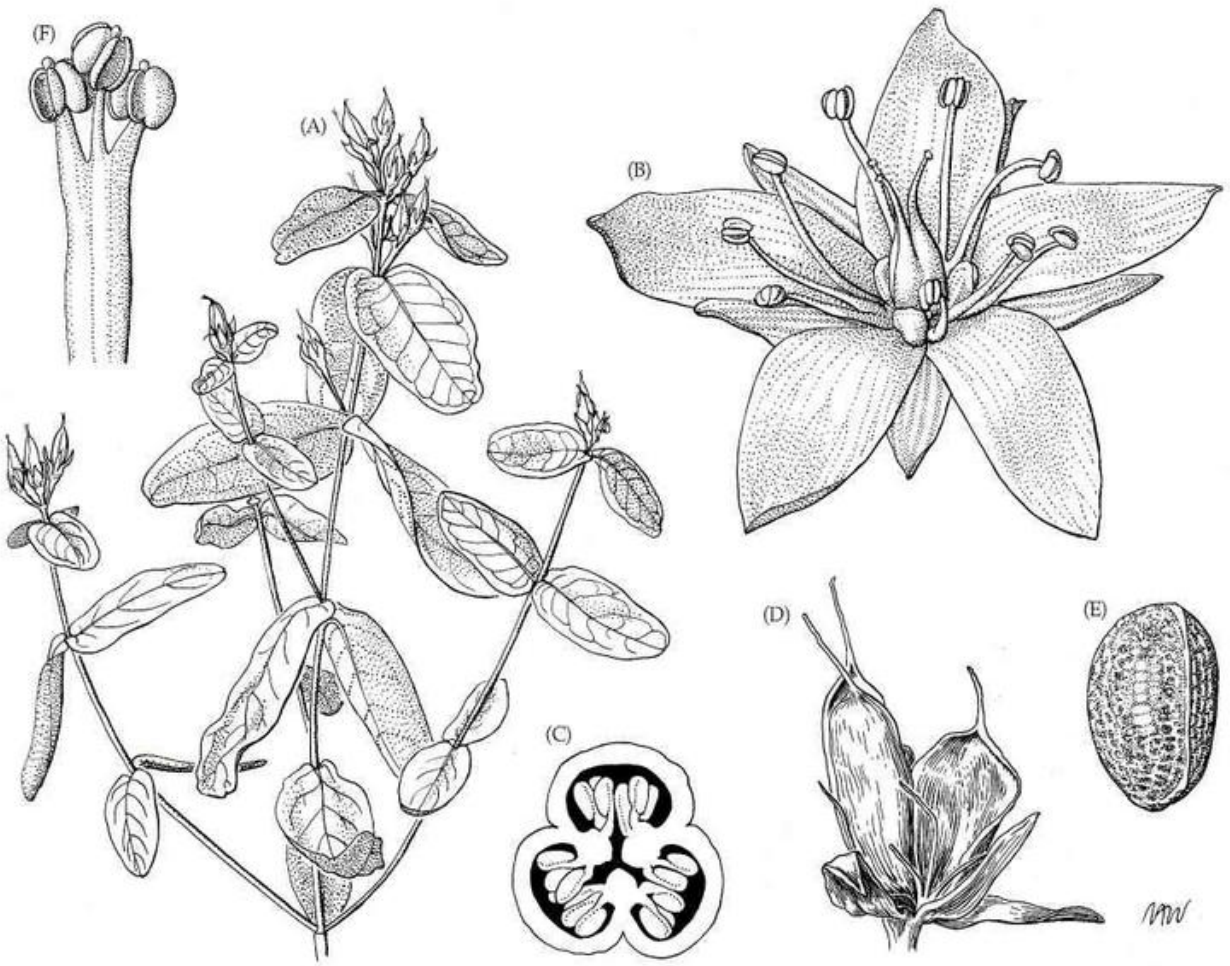


FIGURA 9.64 Hypericaceae. (A-E) *Triadenum virginianum*: (A) planta com frutos (× 0,75); (B) flor, observe os estames em grupos de três alternando com os estaminódios (× 7,5); (C) ovário em secção transversal (× 22); (D) cápsula (× 5,5); (E) semente (× 37). (F) *T. walteri*: fascículo de estames, observe as glândulas apicais (× 18). (Fonte: Wood e Adams 1976, *J. Arnold Arbor*, 57: p. 89.)

ramente conatas. *Pétalas geralmente 4-5, livres, freqüentemente assimétricas,* imbricadas ou convolutas. *Estames numerosos,* os mais internos desenvolvendo-se antes dos mais externos, freqüentemente fasciculados; grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos 3-5,* conatos; *ovário súpero,* com placentação axial, ou às vezes parietal com placentas profundamente intrusivas; **estigmas diminutos, pontuados,** *sobre 3-5 estiletes alongados livres a basalmente conatos.* Numerosos óvulos por carpelo, com megasporângio de parede fina. Nectários geralmente ausentes. *Fruto cápsula com diversos tipos de deiscência,* baga ou drupa; *sementes não ariladas;* embrião reto, cotilédones de tamanho moderado; endosperma escasso ou ausente (Figura 9.64).

Fórmula floral:

*, K4–5, C4–5, A∞, G(3–5), cápsula

Distribuição: amplamente distribuída.

Gêneros/espécies: 9/540. ***Principais gêneros:*** *Hypericum* (360 spp.) e *Vismia* (55). *Hypericum* e *Triadenum* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: algumas espécies de *Hypericum* são utilizadas na medicina, sendo a fonte de um popular tratamento contra a depressão. Espécies de *Hypericum* são cultivadas como ornamentais devido a suas vistosas flores (Prancha 9.10J).

Discussão: assume-se que Hypericaceae é monofilética com base em dados moleculares preliminares (Gustaffson et al. 2002). Essas plantas podem ser separadas de Clusiaceae pelo hábito mais freqüentemente arbustivo a herbáceo, ausência de látex colorido (as folhas apresentam somente manchas pretas e/ou glândulas pelúcidas) e a presença de estiletes alongados, freqüentemente livres, cada um provido de um estigma diminuto. Hypericaceae está bem representada em regiões temperadas, em contraste com Clusiaceae. Hypericaceae freqüentemente tem sido incluída dentro de um conceito amplo de Clusiaceae (Cronquist 1981; Wood e Adams 1976).

As vistosas flores com estames conspícuos são polinizadas sobretudo por abelhas e vespas. O pólen geralmente é a recompensa floral. As pequenas sementes, como as de *Hypericum*, são dispersas pelo vento e/ou pela água.

Rhizophoraceae Persoon
(Família do mangue-vermelho)

Árvores ou arbustos, freqüentemente com raízes escoras ou pneumatóforos; em geral com a presença de taninos. Pêlos geralmente simples. *Folhas opostas, com pares de folhas adjacentes geralmente divergindo em ângulo maior ou menor do que 90°,* simples, serreadas ou crenadas a inteiras, com venação peninérvea; **estípulas interpeciolares,** geralmente com coléteres na base da superfície adaxial. Inflorescências determinadas, axilares. Flores geralmente bissexuais, radiais, freqüentemente com hipanto. *Sépalas geralmente 4 ou 5,* ocasionalmente numerosas, em geral, ligeiramente conatas, *espessas, carnosas ou coriáceas,* **valvadas.** *Pétalas geralmente 4 ou 5,* ocasionalmente numerosas, *livres,* **geralmente ciliadas ou pilosas,** convolutas ou involutas, e **individualmente envolvendo 1 ou um grupo de estames no botão.** Estames geralmente 8-10, ocasionalmente numerosos; filetes livres ou basalmente conatos, às vezes curtos ou ausentes; *anteras às vezes pluriloculares e deiscentes por uma valva longitudinal;* grãos de pólen geralmente tricolporados. Carpelos geralmente 2-6, conatos; ovário súpero a ínfero, geralmente com placentação axial; estigma ± lobado. Óvulos 2-8 por lóculo. Disco nectarífero freqüentemente presente. *Fruto* cápsula septicida ou *baga 1-seminada* ou com muitas sementes; sementes às vezes ariladas; *embrião grande, freqüentemente com hipocótilo alongado e germinando ainda dentro do fruto* (Figura 9.65).

Fórmula floral:

*, K(4–5), C4–5, A(8–10)(–∞), $\underline{G(2–6)}$; cápsula, baga

Distribuição e ecologia: pantropical; florestas montanas úmidas até manguezais.

Gêneros/espécies: 12/84. ***Principais gêneros:*** *Cassipourea* (55 spp.), *Rhizophora* (8) e *Bruguiera* (6). Apenas *Rhizophora* ocorre nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: *Rhizophora* é fonte de taninos e de carvão. Os manguezais são fonte de nutrição para comunidades costeiras e é um hábitat crítico para numerosos organismos marinhos. Eles também amenizam o efeito das marés e protegem as áreas costeiras do vento e das ondas durante tormentas tropicais.

Discussão: todos os gêneros, com exceção de *Rhizophora* e *Bruguiera*, constituem um complexo basal e parafilético dentro de Rhizophoraceae (Juncosa e Tomlinson 1988a,b; Schwarzbach e Ricklefs 2000; Toby e Raven 1988). Em contraste, os gêneros dos manguezais como *Rhizophora* e *Bruguiera* formam um clado bem sustentado que pode ser diagnosticado pela folhas inteiras, bagas vivíparas 1-seminadas (Prancha 9.10B) e peculiaridades da estrutura e do desenvolvimento da semente e do embrião. Todas as espécies de mangue apresentam anteras que abrem ainda no botão, depositando o pólen nas pétalas pilosas (outra possível sinapomorfia). Ovários semi-ínferos, bagas, raízes escoras e ausências de pêlos radiculares são tipicamente considerados como caracteres diagnósticos dos mangues, mas na verdade evoluíram precocemente na família e também ocorrem em gêneros tropicais montanos. *Rhizophora* é talvez o gênero mais especializado na família e apresenta a apomorfia incomum de anteras pluriloculares.

A maioria das Rizophoraceae produz néctar e é polinizada por borboletas, mariposas e vários outros insetos ou aves. *Rhizophora* é geralmente polinizada pelo vento e não produz néctar, embora as flores possam ser visitadas por abelhas coletoras de pólen. A polinização cruzada é freqüente. As espécies de mangues apresentam "bagas" fibrosas unisseminadas; a semente germina ainda dentro do fruto (viviparidade), emergindo até nove meses antes da abscisão. Os cotilédones estão fusionados em um tubo; quando a plântula está madura, o hipocótilo alongado (com sua plúmula) desprende-se dos cotilédones (e da baga) e cai da árvore. As plântulas flutuam e sobrevivem na água do mar. Eventualmente, desenvolvem-se raízes adventícias a partir do hipocótilo, que auxilia na fixação da plântula no substrato. Uma vez enraizada, a plântula, que inicialmente era horizontal, torna-se rapidamente ereta, de modo que a plúmula em forma de esnórquel surge acima da influência das marés.

As espécies de mangues estão adaptadas à vida em regiões costeiras e estuarinas por meio de pneumatóforos; raízes escoras; embriões vivíparos alongados, às vezes curvos e pontiagudos; e pelo bloqueio fisiológico do sal pelas raízes. Os mangues perderam a habilidade de rebrotar, o que afeta sua habilidade de regeneração após grandes mudanças climáticas ou danos causados pelo homem.

Referências adicionais: Graham 1964b; Rabinowitz 1978; Tomlinson 1986; Tomlinson and Cox 2000; Tomlinson et al. 1979.

Violaceae Batsch
(Família do amor-perfeito)

Ervas a arbustos ou árvores; freqüentemente com saponinas e/ou alcalóides. Pêlos freqüentemente simples. *Folhas alternas* e espiraladas ou dísticas, ocasionalmente opostas, às vezes formando roseta basal, simples, às vezes lobadas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea a palmada; *estípulas presentes.* Inflorescências indeterminadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, geralmente axilares. Flores geralmente bissexuais, *em geral ligeiramente a fortemente bilaterais. Sépalas 5,* geralmente livres. *Pétalas 5,* livres, imbricadas a convolutas, às vezes a pétala abaxial com um esporão. *Estames geralmente 5,* **as laterais das anteras se tocam formando um anel ao redor do gineceu, filetes muito curtos,** livres a ligeiramente conatos, **as duas anteras abaxiais ou todas as anteras com nectários dorsais em forma de glândula ou esporão, conectivo freqüentemente com apêndice apical triangular e membranáceo,** *liberando o pólen para dentro,* **que é retido pelo estilete modificado;** grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos geralmente 3, conatos; ovário súpero, com pla-*

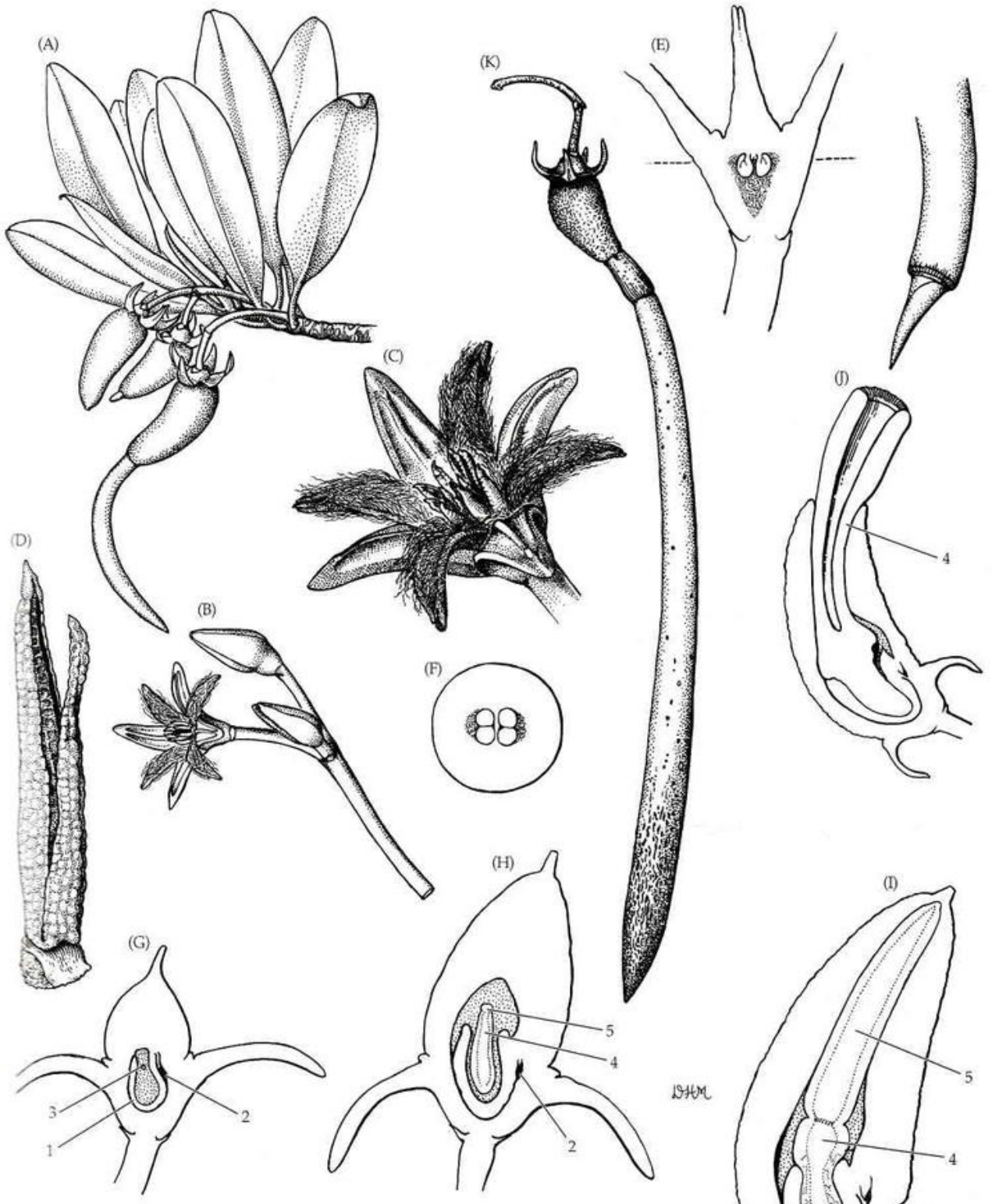


FIGURA 9.65 Rhizophoraceae. *Rhizophora mangle*: (A) ramo com frutos, mostrando diferentes estágios de desenvolvimento do hipocótilo (× 0,5); (B) inflorescência (× 1,5); (C) flor (× 3); (D) estame, mostrando múltiplos lóculos (× 22); (E) gineceu e cálice em secção longitudinal (× 5,5); (F) ovário em secção transversal na posição mostrada em E (× 5,5); (G-J) crescimento do fruto em secção longitudinal, mostrando o progressivo desenvolvimento do embrião em plântula, endosperma pontilhado (G-I × 3): 1, testa da semente; 2, óvulo abortivo; 3, embrião; 4, cotilédones; 5, hipocótilo; (J) hipocótilo desarticulado do tubo cotiledonar, revelando a plúmula (× 1,4); (K) fruto com plântula, mostrando tubo cotiledonar completamente alongado e hipocótilo (× 0,7). (Fonte: Graham 1964, *J. Arnold Arbor.* 45: p. 288.)

centação parietal; **estilete 1, geralmente curvo ou em forma de gancho e expandido ou modificado na porção distal; estigma geralmente expandido, mas com pequena área receptiva,** às vezes lobado. Óvulos 1 a muitos por placenta. *Fruto geralmente cápsula loculicida; sementes com freqüência ariladas* (Figura 9.66).

Fórmula floral: X, K5, C5, A$\overline{5}$, G$\underline{\textcircled{3}}$; cápsula

Distribuição: amplamente distribuída; principalmente ervas de regiões temperadas.

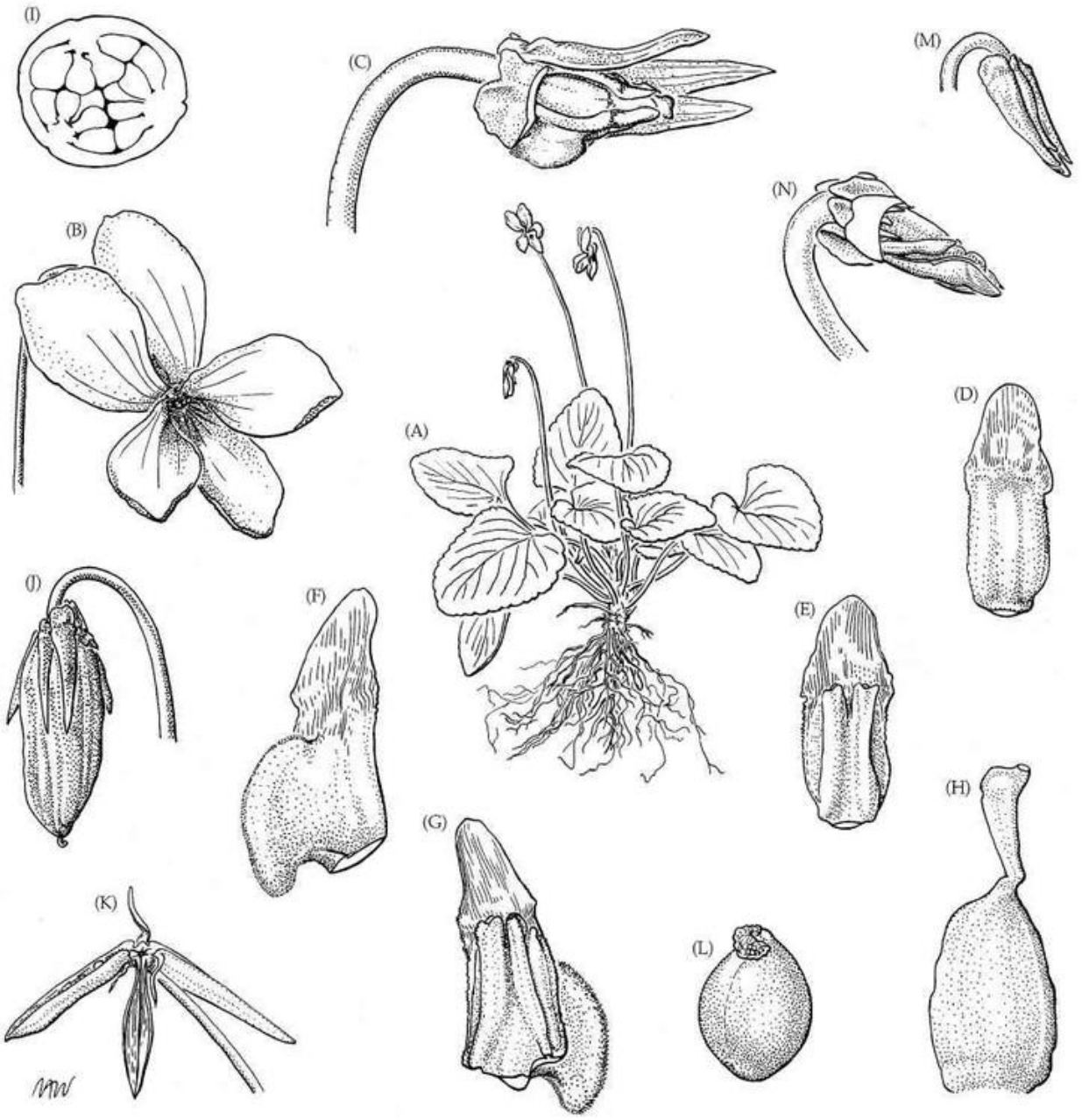


FIGURA 9.66 Violaceae. *Viola primulifolia*: (A) planta florida (× 0,5); (B) flor (× 3); (C) flor, pétalas e duas sépalas removidas, observe anteras sésseis localizadas ao redor e muito próximas do gineceu (× 9); (D) estame lateral, superfície abaxial (× 16); (E) estame lateral, superfície adaxial (× 16); (F) estame inferior, superfície abaxial, observe a glândula de néctar (× 16); (G) estame inferior, superfície adaxial, observe a glândula de néctar, apêndice apical e lóculo aberto (× 16); (H) gineceu, observe o estilete incomum com estigma assimetricamente localizado (× 17); (I) ovário em secção transversal (× 20); (J) cápsula quase madura (× 4); (K) cápsula, sementes expelidas pelas valvas maduras (× 3); (L) semente (× 16); (M) flor cleistógama (× 4); (N) flor cleistógama, duas sétalas removidas para expor as pétalas reduzidas e dois estames funcionais (× 9). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 71.)

Gêneros/espécies: 22/950. ***Principais gêneros:*** *Viola* (500 spp.), *Rinorea* (300) e *Hybanthus* (100). *Viola* e *Hybanthus* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Viola* e *Hybanthus* são cultivadas como plantas ornamentais. Rizomas e raízes de *Hybanthus ipecacuanha* têm sido utilizada como substituta da verdadeira ipecacuanha (*Psychotria ipecacuanha*).

Discussão: embora Violaceae seja claramente monofilética, as relações infrafamiliares estão pobremente compreendidas. A maioria dos gêneros é incluída em Rinoreae (p. ex., *Rinorea, Gloeospermum* e *Rinoreocarpus*), um grupo caracterizado por flores radiais a ligeiramente bilaterais, ou em Violeae (p. ex., *Hybanthus* e *Viola*), que apresenta flores marcadamente bilaterais (Prancha 9.10H). Análises de seqüências de *rbcL* sugerem que nenhum desses grupos é monofilético (Hodges, com. pess.).

Todos os gêneros são polinizados por insetos. As flores são visitadas por diversas moscas, abelhas, vespas e borboletas e são tipicamente alógamas. Guias de néctar freqüentemente estão presentes nas pétalas, e o néctar (a recompensa floral) é estocado em uma pétala modificada em forma de esporão. Flores inconspícuas e cleistógamas também podem ser produzidas. As pequenas sementes podem cair passivamente das cápsulas ou podem ser ativamente ejetadas dos frutos. Em algumas espécies, as sementes são secundariamente dispersas por formigas, que são atraídas por um arilo oleoso.

Referências adicionais: Brizicky 1961b; Gates 1943; Munzinger and Ballard 2003.

Passifloraceae A. L. de Jussieu ex Roussel
(Família do maracujá)

Trepadeiras ou lianas com gavinhas axilares (inflorescências modificadas), geralmente com crescimento secundário anômalo, ocasionalmente arbustos ou árvores sem gavinhas; em geral com glicosídeos cianogênicos que apresentam um sistema de anel ciclopentenóide, freqüentemente também com alcalóides. Pêlos diversos. *Folhas alternas e espiraladas, geralmente simples, com freqüência lobadas,* inteiras a serreadas, *venação geralmente ± palmada, em geral com nectários no pecíolo (e na lâmina);* estípulas geralmente presentes. Inflorescências geralmente determinadas, às vezes indeterminadas ou reduzidas a uma flor solitária, axilares. Flores geralmente bissexuais, radiais, geralmente com hipanto em forma de taça a tubular, muitas vezes associadas com brácteas conspícuas. *Sépalas geralmente 5,* livres a ligeiramente conatas, *freqüentemente petalóides. Pétalas geralmente 5 e livres,* imbricadas. **Corona complexa disposta no ápice e na superfície interna do hipanto,** *consistindo em 1 a muitas fileiras de filamentos, projeções ou membranas. Estames geralmente 5, com freqüência dispostos em um pedúnculo junto com o gineceu (em conjunto, constituindo o androginóforo),* filetes geralmente livres; grãos de pólen tri a 12-colporados. *Carpelos geralmente 3, conatos, ovário súpero,* **e dispostos sobre um pedúnculo** (junto com o androceu), *com placentação parietal;* estigmas, geralmente 3, capitados a truncados. Numerosos óvulos por placenta. Disco nectarífero na base do hipanto. *Fruto cápsula loculicida ou baga; sementes geralmente achatadas com arilo carnoso* (Figura 9.67).

Fórmula floral:

*, K(5), C5, corona, A5, G(3); cápsula, baga

Distribuição: amplamente distribuída em regiões tropicais a temperadas.

Gêneros/espécies: 18/630. ***Principais gêneros:*** *Passiflora* (400 spp.) e *Adenia* (100). Somente *Passiflora* ocorre nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Passiflora* fornecem frutos comestíveis (Prancha 9.10I); outras são cultivadas como plantas ornamentais devido a suas flores vistosas (Prancha 9.10G).

Discussão: a monofilia de Passifloraceae é bem sustentada pela presença de uma corona bem desenvolvida nas flores (de Wilde 1971, 1974). "Paropsieae", que contém arbustos e árvores que carecem de gavinhas, provavelmente representa um complexo basal e parafilético dentro da família. Passifloreae, em contraste, é claramente monofilética, como evidenciado pelo hábito lianescente, gavinhas axilares e flores especializadas.

As flores de Passifloraceae podem ser brancas, verdes, vermelhas azuis ou purpúreas, com a corona e as partes do perianto diversamente orientadas e desenvolvidas, e empregam néctar como recompensa floral. As flores atraem grande diversidade de polinizadores, incluindo abelhas, vespas, mariposas, borboletas, aves e morcegos. As plantas também são o alimento das larvas das borboletas do gênero *Heliconias*. A presença de auto-incompatibilidade é característica. A dispersão por aves é freqüente; as cápsulas ou bagas apresentam arilos carnosos e geralmente coloridos ao redor das sementes.

A variação na estrutura da corona é de importância taxonômica. A corona inclui todas as estruturas entre o perianto e o androceu e é composta de muitas séries de estruturas filamentosas curtas a alongadas. O opérculo, uma delicada membrana, está localizado entre a corona e o gineceu e cobre o disco nectarífero. Corona e opérculo são excrescências do hipanto. A corona geralmente é colorida, atraindo polinizadores e guiando-os em direção ao néctar. O opérculo auxilia na retenção do néctar dentro da base da flor.

Referências adicionais: Brizicky 1961a; Killip 1938; Muschner et al. 2003; Puri 1948.

Salicaceae Mirbel
(Família do chorão)

Árvores ou arbustos; freqüentemente com heterosídeos fenólicos (salicilina, populina), mas em geral sem glicosídeos cianogênicos, geralmente com taninos. Pêlos diversos. *Folhas*

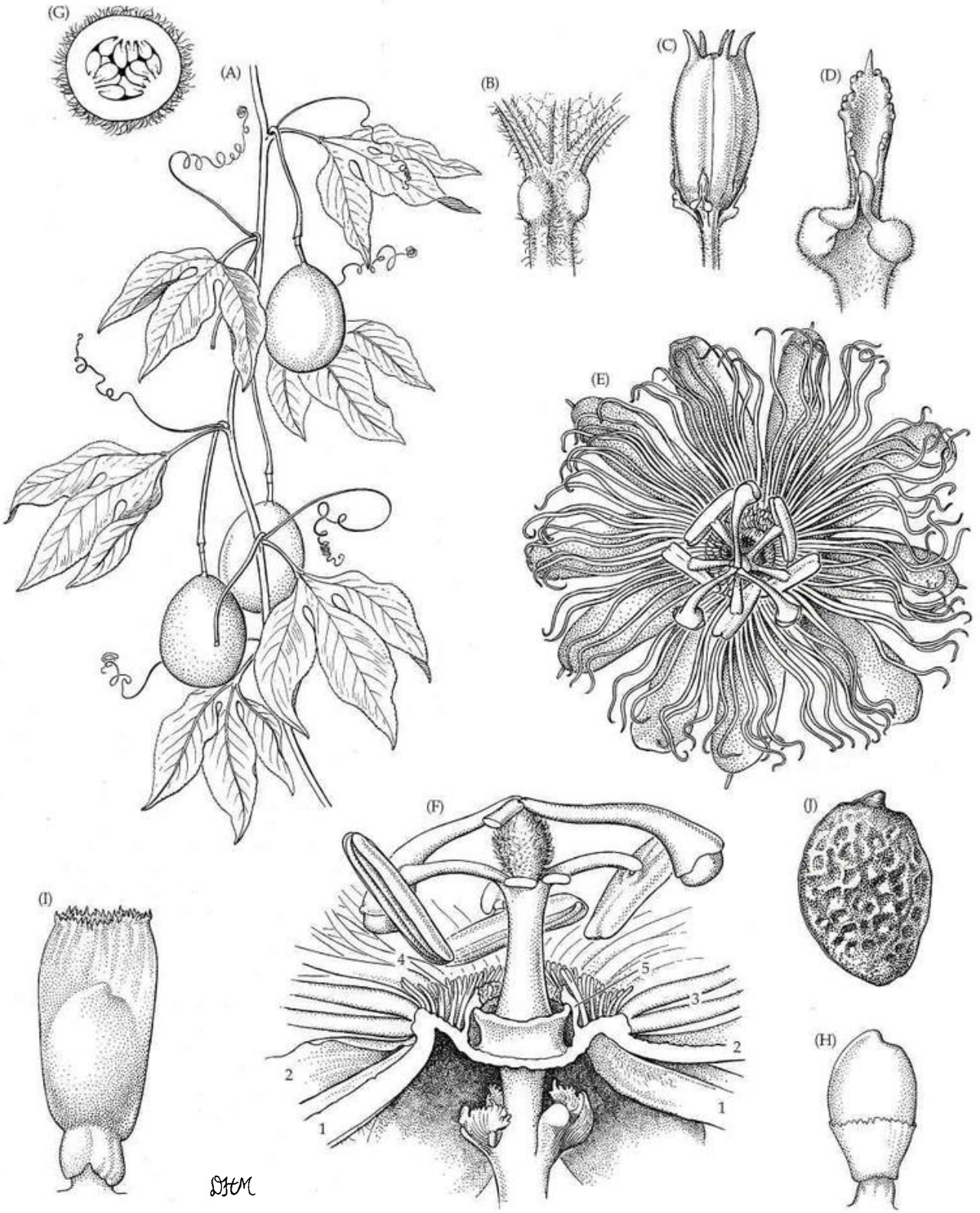


FIGURA 9.67 Passifloraceae. *Passiflora incarnata*: (A) liana com gavinhas e frutos (× 0,3); (B) ápice do pecíolo com glândulas de néctar (× 4); (C) botão com brácteas (× 1,5); (D) bráctea com glândulas (× 7); (E) flor (× 1,5); (F) flor em secção parcialmente longitudinal, dois estames e um estilete removido (× 3); 1, sépala; 2, pétala; 3, corona externa; 4, corona interna; 5, opérculo; (G) ovário em secção transversal (× 8,5); (H) semente jovem com arilo em desenvolvimento (× 4); (I) semente em estágio posterior com arilo (× 4); (J) semente com arilo removido (× 5,5). (Fonte: Brizicky 1961, *J. Arnold Arbor.* 42: p. 213.)

decíduas, alternas, espiraladas ou dísticas, simples, geralmente serreadas a denteadas, **dente salicóide (isto é, com a nervura expandindo-se no ápice do dente e associada com seta glandular e esférica)**, exceto em *Casearia*, com venação peninérvea a palmada, ocasionalmente com manchas ou linhas pelúcidas; *estípulas geralmente presentes.* Inflorescências determinadas a indeterminadas, de forma variada, *às vezes em amentos pêndulos ou eretos,* às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. *Flores bissexuais ou unissexuais (plantas dióicas),* radiais, *freqüentemente reduzidas, subtendidas por uma bráctea geralmente pilosa em Salix e Populus.* Sépalas, geralmente 3-8, livres a ligeiramente conatas, às vezes ± vestigiais, formando uma estrutura em forma de disco ou taça em *Populus*, mas ausente em *Salix. Pétalas 3-8, livres, ou ausentes.* Estames 2 a numerosos, filetes livres a conatos; grãos de pólen tricolpados, tricolporados ou sem aberturas. *Carpelos geralmente 2-4, conatos; ovário súpero a semi-ínfero, com placentação parietal, as placentas às vezes profundamente intrusivas e o ovário então parecendo axial;* estigmas, geralmente 2-4, ± capitados a expandidos e irregularmente lobados. Óvulos 1 a numerosos por placenta, às vezes com apenas 1 tegumento. Disco nectarífero ou glândulas presentes ou, às vezes, ausentes. *Fruto cápsula loculicida, baga ou drupa; sementes freqüentemente ariladas ou providas de um tufo basal de pêlos;* endosperma escasso ou ausente (Figura 9.68).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, K (3–8), C3–8 ou 0, A2–∞, G0

Flor carpelada: *, K (3–8), C3–8 ou 0, A0, G-(2–4)-; cápsula, baga, drupa

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída, desde regiões tropicais a temperadas e árticas.

Gêneros/espécies: 58/1.210. ***Principais gêneros:*** *Salix* (450 spp.), *Casearia* (180), *Homalium* (180), *Xylosma* (85), *Populus* (35) e *Banara* (31). *Salix, Populus, Xylosma* e *Flacourtia* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Salix* e *Populus* fornecem lenha, polpa de madeira e espécies ornamentais. A casca de *Salix* é utilizada na medicina, devido à presença de ácido salicílico, um anticongestivo e febrífugo. Algumas espécies de *Flacourtia* e *Dovyalis* são cultivadas pelos seus frutos comestíveis. Muitos gêneros apresentam espécies ornamentais, por exemplo, *Oncoba, Casearia, Idesia* e *Samyda*.

Discussão: Salicaceae é aqui circunscrita de modo amplo, com base em análises filogenéticas de seqüências de *rbcL* (Chase et al. 2002; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000) e inclui não apenas *Populus* e *Salix,* mas também numerosos gêneros de "Flacourtiaceae" sem compostos cinogênicos. A monofilia de Salicaceae s.l. é bem sustentada por seqüências de DNA, mas a única sinapomorfia morfológica deve ser a presença de característicos dentes foliares salicóides, que estão ausentes em *Casearia*. Esse tipo de dente é característico da maioria dos gêneros, embora folhas inteiras tenham evoluído ocasionalmente no grupo. A presença de salicina, de flores imperfeitas apopétalas e (obviamente) de dentes salicóides em *Salix* e *Populus* é partilhada com *Idesia, Itoa, Poliothyrsis* e muitos outros gêneros de "Flacourtiaceae" (Boucher et al. 2003; Chase et al. 2002; Judd et al. 1997b; Judd et al. 1994; Meeuse 1975). Caracteres moleculares sustentam uma relação especialmente próxima entre *Salix* e *Populus* com esses gêneros e também com os numerosos *taxa* não-cianogênicos tradicionalmente incluídos em "Flacourtiaceae" (p. ex., *Azara, Banara, Dovyalis, Flacourtia, Homalium, Scolopia* e *Xylosma*). Em contraste, as "Flacourtiaceae" cianogênicas (p. ex., *Gynocardia, Kigellaria, Hydnocarpus* e *Pangium*) formam um clado separado dentro de Malpighiales (Chase et al. 2002). Assim, esses *taxa* cianogênicos têm sido segregados na família Achariaceae. Os integrantes dessa família se diferenciam também de Salicaceae por apresentar mais pétalas do que sépalas, anteras lineares (vs. globosas ou ovóides) e pela ausência de disco nectarífero.

As relações filogenéticas dentro de Salicaceae são ainda pouco compreendidas, mas *Casearia* deve ser o grupo-irmão dos outros gêneros (Prancha 9.10C). Além disso, está claro que *Populus* e *Salix* formam um clado que está bem inserido dentro de um conjunto de *taxa* tropicais com flores menos reduzidas e polinizadas por insetos.

Dentro do clado *Salix* + *Populus*, *Populus* apresenta muitos caracteres plesiomórficos, incluindo a presença de muitas escamas nos botões, óvulos com dois tegumentos e uma tendência para a venação palmada. A monofilia de *Populus* e *Salix* é sustentada por caracteres moleculares (Chase et al. 2002). *Salix* apresenta botões com uma única escama e flores com estruturas secretoras de néctar de origem estipular.

Sistematas seguidores de Engler consideravam *Salix* e *Populus* (Salicaceae s.s) como primitivos dentre as angiospermas e situavam a família dentro das "Amentiferae", um grupo com flores inconspícuas agregadas em amentos pêndulos (Prancha 9.10L). "Amentiferae" inclui famílias polinizadas pelo vento, tais como Platanaceae, Fagaceae, Betulaceae e Juglandaceae, e é um grupo polifilético. As flores de *Salix* e *Populus* podem parecer simples, mas não são primitivas; na verdade são muito reduzidas. Está claro que a polinização pelo vento evoluiu muitas vezes dentre as angiospermas (Soltis et al. 2005; Thorne 1973a; 1992).

As flores de Salicaceae variam de grandes e conspícuas a pequenas e reduzidas. A presença de glândulas e/ou discos nectaríferos, ou apêndices nectaríferos nas pétalas junto com androceu e gineceu expostos sugerem que diversos insetos não especializados devem ser os polinizadores. No entanto, muitos gêneros, como *Populus*, apresentam flores unissexuais e reduzidas e são polinizados pelo vento. As flores de *Populus* estão agregadas em amentos que são produzidos no início da primavera, antes da formação das folhas, e apresentam perianto reduzido e estigmas expandidos. As flores de *Salix* apresentam aroma e glândulas de néctar e atraem diversos insetos polinizadores, sendo que a polinização pelo vento deve ser igualmente importante.

Os tipos de fruto variam grandemente. A dispersão por aves ou mamíferos é característica nos *taxa* com drupas (*Flacourtia*), bagas (*Banara, Xylosma, Idesia, Oncoba, Scolopia, Dovyalis*) ou cápsulas contendo sementes coloridas e ariladas (*Samyda* e *Casearia*). Alguns gêneros (p. ex., *Itoa, Poliothyrsis*)

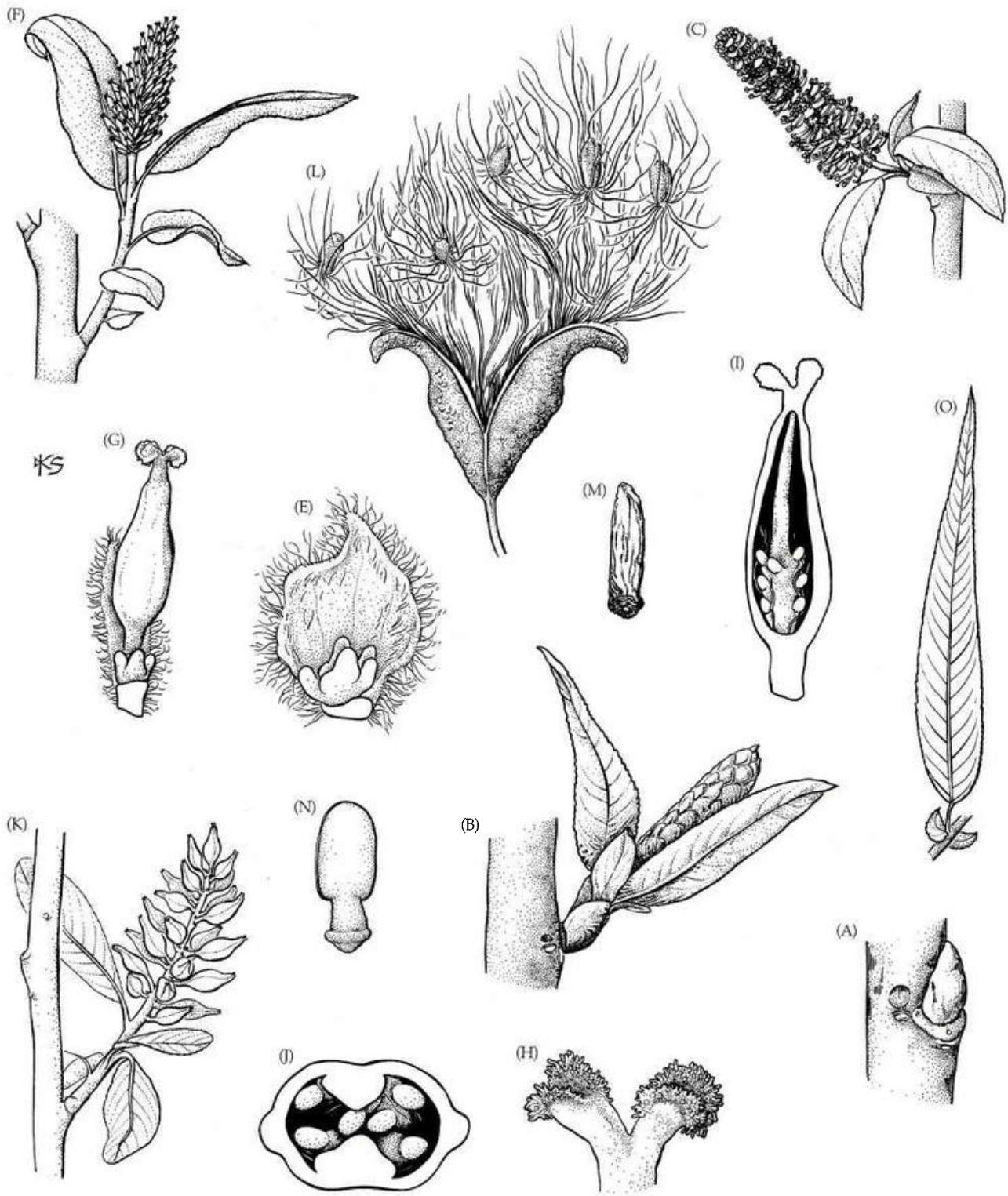


FIGURA 9.68 Salicaceae. *Salix caroliniana*: (A) gema invernal (× 5); (B) ramo em expansão com amento jovem (× 4); (C) amento estaminado (× 2); (D) flor estaminada (× 10); (E) bráctea e glândula nectarífera de flor estaminada, estames removidos (× 20); (F) amento carpelado (× 2); (G) flor carpelada, observe glândula nectarífera lobada, na base (× 10); (H) estigmas (muito aumentados); (I) gineceu em secção longitudinal (× 20); (J) ovário em secção transversal (× 40); (K) infrutescência parcialmente madura (× 2); (L) cápsula aberta com sementes saindo (× 7); (M) semente, pêlos basais removidos (× 14); (N) embrião (muito aumentado); (O) folha de caule de verão com desenvolvimento rápido, observe as estípulas proeminentes (× 1). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 3.)

apresentam cápsulas que liberam sementes aladas que são dispersas pelo vento. *Salix* e *Populus* apresentam cápsulas que liberam sementes pequenas e pilosas, dispersas pela água ou pelo vento.

Os limites específicos dentro de *Salix* são freqüentemente difíceis, como conseqüência de eventos de hibridação.

Referências adicionais: Argus 1974,1986; Boucher et al. 2003; Brunsfeld et al. 1992; Fisher 1928; Tollsten and Kund-sen 1992.

Fabales

A monofilia de Fabales é sustentada por seqüências de *rbcL*, *atpB* e 18S (Chase et al. 1993; Källersjö et al. 1998; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 2000). Possíveis sinapomorfias são a presença de elementos de vaso com uma única perfuração e parede celular secundária com pontoações aredadas, um embrião grande e verde e a ausência de ácido elágico. Fabales contém 4 famílias e cerca de 18.860 espécies. As principais famílias são **Fabaceae**, **Polygalaceae** e Surianaceae.

Fabaceae Lindley
(= Leguminosae A. L. de Jussieu)
(Família das leguminosas)

Ervas, arbustos, árvores ou lianas com ou sem gavinhas; **com alto metabolismo de nitrogênio e aminoácidos incomuns,** *freqüentemente com nódulos radiculares contendo bactérias fixadoras de nitrogênio (Rhizobium);* às vezes com cavidades ou canais secretores; em geral com a presença de taninos; com freqüência com alcalóides; às vezes com compostos cianogênicos; plastídios das células crivadas com cristais de proteína e em geral também com grãos de amido. Pêlos

(A) Fabales: Fabaceae, Mimosoideae
Albizia julibrissin: inflorescências

(B) Fabales: Fabaceae, Faboideae
Mucuna urens: Flores e legumes

(C) Fabales: Fabaceae, Faboideae
Erythrina herbacea: legumes

(D) Fabales: Polygalaceae
Polygala polygama: planta com flores cleistógamas e casmógamas

(E) Fabales: Fabaceae, Faboideae
Lathyrus latifolia: flor em secção longitudinal

(F) Fabales: Fabaceae, Caesalpinioideae
Cassia grandis: flor

PRANCHA 9.11 Eudicotiledôneas: Fabales

Chave para as Principais Famílias de Fabales

1. Folhas geralmente compostas, com estípulas e pulvinos bem desenvolvidos; fruto freqüentemente legume . . . . . **Fabaceae**
1. Folhas geralmente simples, sem estípulas, pulvinos não proeminentes; fruto cápsula, sâmara, noz, drupa ou baga 2
2. Carpelos 1-5, livres, estiletes ginobásicos; flores geralmente radiais; estames geralmente deiscentes por fendas longitudinais . . . . . Surianaceae
2. Carpelos geralmente 2-3, conatos, estilete terminal; flores ± bilaterais; estames geralmente deiscentes por meio de poro terminal . . . . . **Polygalaceae**

diversos. *Folhas geralmente alternas, espiraladas a dísticas, pinado-compostas (ou duplamente pinadas), a palmado-compostas, trifolioladas, ou unifolioladas; inteiras* a ocasionalmente serreadas, com venação peninérvea, ocasionalmente com folíolos modificados em gavinhas; *pulvinos da folhas e dos folíolos bem desenvolvidos, folhas e folíolos geralmente apresentam movimento de fechamento; estípulas presentes, inconspícuas a foliáceas,* ocasionalmente modificadas em espinhos. Inflorescências quase sempre indeterminadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. Flores geralmente bissexuais, radiais a bilaterais, **com hipanto curto**, *geralmente em forma de taça. Sépalas geralmente 5,* livres a mais freqüentemente conatas. Pétalas geralmente 5, livres ou conatas, valvadas ou imbricadas, *todas semelhantes, ou a pétala superior diferenciada em tamanho, forma ou coloração (isto é, formando um estandarte), e posicionada interna ou externamente no botão, as duas pétalas inferiores freqüentemente conatas ou aderidas e formando uma quilha, ou amplamente expostas. Estames* 1 a numerosos, mas em *geral 10,* ocultos pelo perianto a longo-exsertos, e às vezes vistosos; filetes livres a conatos, neste caso comumente monadelfos ou diadelfos (9 conatos e 1, o adaxial, ± livre); grãos de pólen tricolporados, tricolpados, ou triporados, geralmente liberados em mônades, mas ocasionalmente em tétrades ou políades. **Carpelo 1** (raramente 2-16), **distinto, alongado** (ocasionalmente encurtado), **e com um ginóforo curto;** *ovário súpero com placentação lateral; estilete 1, arqueando-se para cima,* às vezes piloso; estigma, 1, pequeno. *Óvulos 1 a numerosos por carpelo, dispostos em 2 fileiras ao longo da placenta superior, com freqüência campilótropos.* Néctar geralmente secretado pela superfície interna do hipanto ou por um disco intra-estaminal. **Fruto legume,** às vezes sâmara, lomento, folículo, cápsula indeiscente, aquênio, drupa ou baga; sementes freqüentemente com testa dura cujas células apresentam forma de ampulheta, às vezes ariladas e às vezes com uma linha em forma de U (pleurograma); embrião geralmente curvo, endosperma freqüentemente ausente (Figuras 9.69, 9.70, 9.71; Tabela 9.2).

Fórmula floral:

X ou *, K(5), C(5), A(10–∞), G1; legume

Distribuição e ecologia: praticamente cosmopolita; é a terceira maior família de angiospermas, ocorrendo em uma ampla diversidade de hábitats.

Gêneros/espécies: 630/18.000. ***Principais gêneros:*** *Astragalus* (2.000 spp.), *Acacia* (1.000), *Indigofera* (700), *Crotalaria* (600), *Mimosa* (500), *Desmodium* (400), *Tephrosia* (400), *Trifolium* (300), *Chamaecrista* (260), *Senna* (250), *Inga* (250), *Bauhinia* (250), *Adesmia* (230), *Dalbergia* (200), *Lupinus* (200), *Rhynchosia* (200), *Pithecellobium* (170), *Dalea* (150), *Lathyrus* (150), *Calliandra* (150), *Aeschynomene* (150), *Vicia* (140), *Albizia* (130), *Swartzia* (130), *Lonchocarpus* (130), *Caesalpinia* (120), *Lotus* (100), *Millettia* (100) e *Erythrina* (100). Mais de uma centena de gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá; alguns estão listados na Tabela 9.2.

Importância econômica e produtos: depois de Poaceae, Fabaceae é a segunda maior família em importância econômica. Plantas de importância alimentícia são *Arachis* (amendoim), *Cajanus* (feijão-guandu), *Cicer* (grão-de-bico), *Glycine* (soja), *Inga* (ingá), *Lens* (lentilha), *Phaseolus* (feijão), *Pisum* (ervilha) e *Tamarindus* (tamarindo). No entanto, devemos ressaltar que muitos gêneros, incluindo *Abrus* e *Astragalus,* são altamente venenosos. Muitas espécies fornecem importantes forrageiras, tais como *Medicago* (alfafa), *Melilotus* (trevo-doce), *Trifolium* (trevo) e *Vicia* (fava). Algumas espécies, quando utilizadas no barbecho, proporcionam um grande acréscimo no nível de nitrogênio do solo; isso é a base de rotação de culturas. Espécies ornamentais ocorrem nos gêneros *Acacia, Albizia, Bauhinia* (pata-de-vaca), *Calliandra* (topete-de-cardeal), *Cassia, Cercis, Cytisus, Delonix* (flamboyant), *Erythrina* (mulungu), *Gleditsia, Laburnum, Latyrus, Lupinus* (lupino), *Mimosa* (sensitiva), *Parkinsonia, Robinia* e *Wisteria.* Gomas e resinas comerciais são extraídas a partir de espécies de *Acacia* e *Hymenaea; Indigofera* é utilizada como fonte de uma tintura azul. Muitos gêneros, por exemplo *Dalbergia* e *Pterocarpus,* são fontes de madeira de ótima qualidade.

Discussão: a monofilia de Fabaceae (ou Leguminosae) é sustentada por muitos caracteres morfológicos e seqüências de DNA (Chappill 1994; Doyle 1994; Kajita et al. 2001; Lavin et al. 2005). A fixação de nitrogênio ocorre em nume-

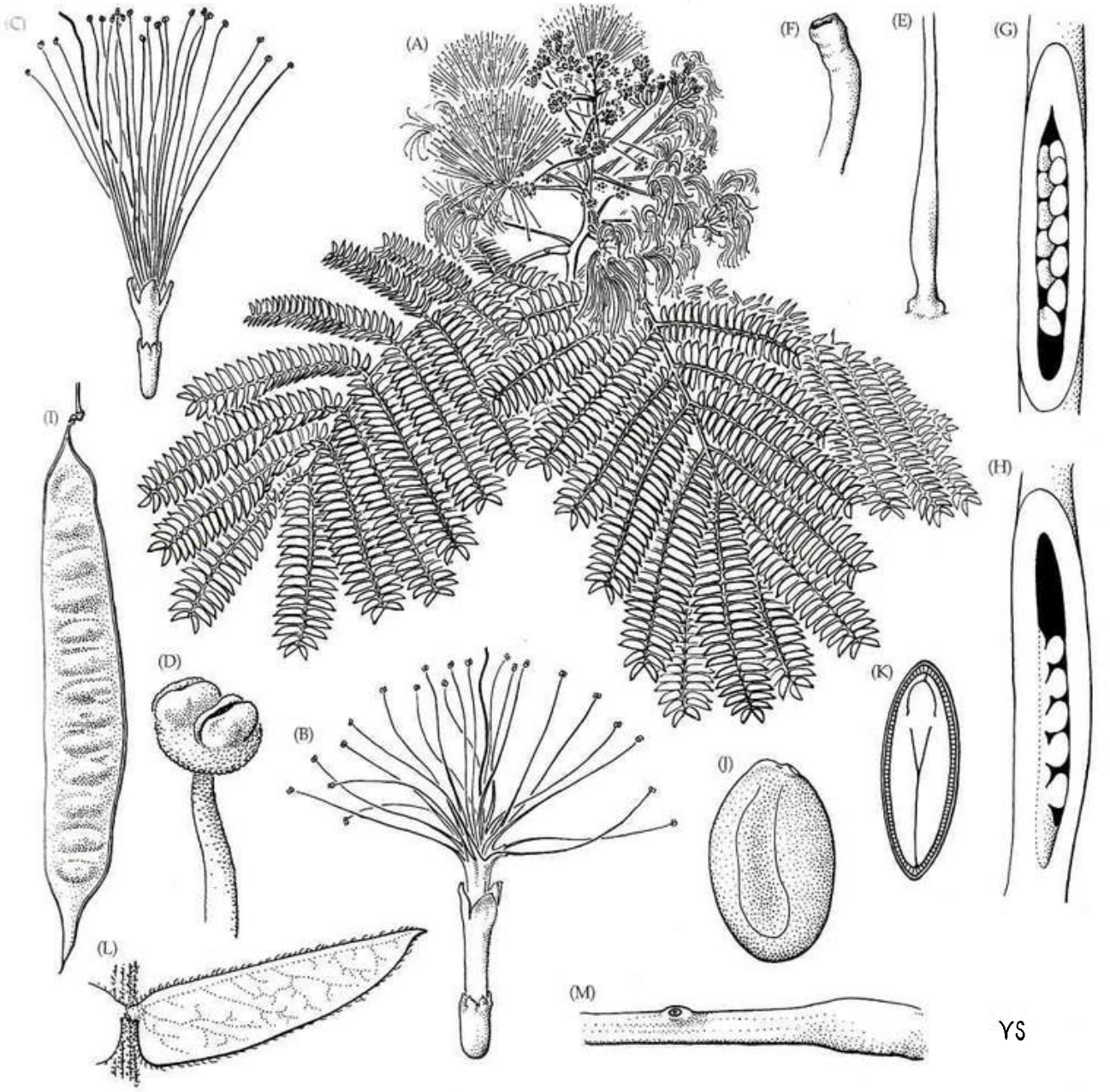


FIGURA 9.69 Fabaceae, subfamília Mimosoideae. *Albizia julibrissin*: (A) ramo com flores (× 0,4); (B) flor central bissexual de uma inflorescência, mostrando o tubo alongado da corola e o tubo estaminal exserto (× 2); (C) flor não-apical de uma inflorescência, funcionalmente estaminada (× 2); (D) antera (× 44); (E) ovário e parte inferior do estilete (× 9); (F) parte superior do estilete e estigma (× 37); (G) ovário em secção longitudinal mostrando duas fileiras de óvulos (× 30); (H) ovário em secção longitudinal em vista lateral (× 30); (I) fruto maduro (× 0,75); (J) semente mostrando o pleurograma (× 6); (K) semente em secção longitudinal, mostrando o grande embrião (× 6); (L) folíolo (× 4,5); (M) base do pecíolo mostrando pulvino e nectário (× 3). (Fonte: Elias 1974, *J. Arnold Arbor.* 55: p. 110.)

rosas leguminosas, mas está ausente em muitas linhagens que tiveram divergência precoce dentro da família; este caráter é homoplásico e não sinapomórfico para a família (Doyle et al. 1997).

Caracteres morfológicos (Hufford 1992) e seqüências de DNA (Chase et al. 1993; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000; Kajita et al. 2001) situam claramente a família dentro das rosídeas, próxima de Polygalaceae e Surianaceae (todas em Fabales, como aqui circunscrita; ver Angiosperm Phylogeny Group 1998, 2003). Folhas pinado-compostas, flores com peças periânticas imbricadas e (às vezes) com um disco nectarífero distinto, junto com semelhanças na anatomia do

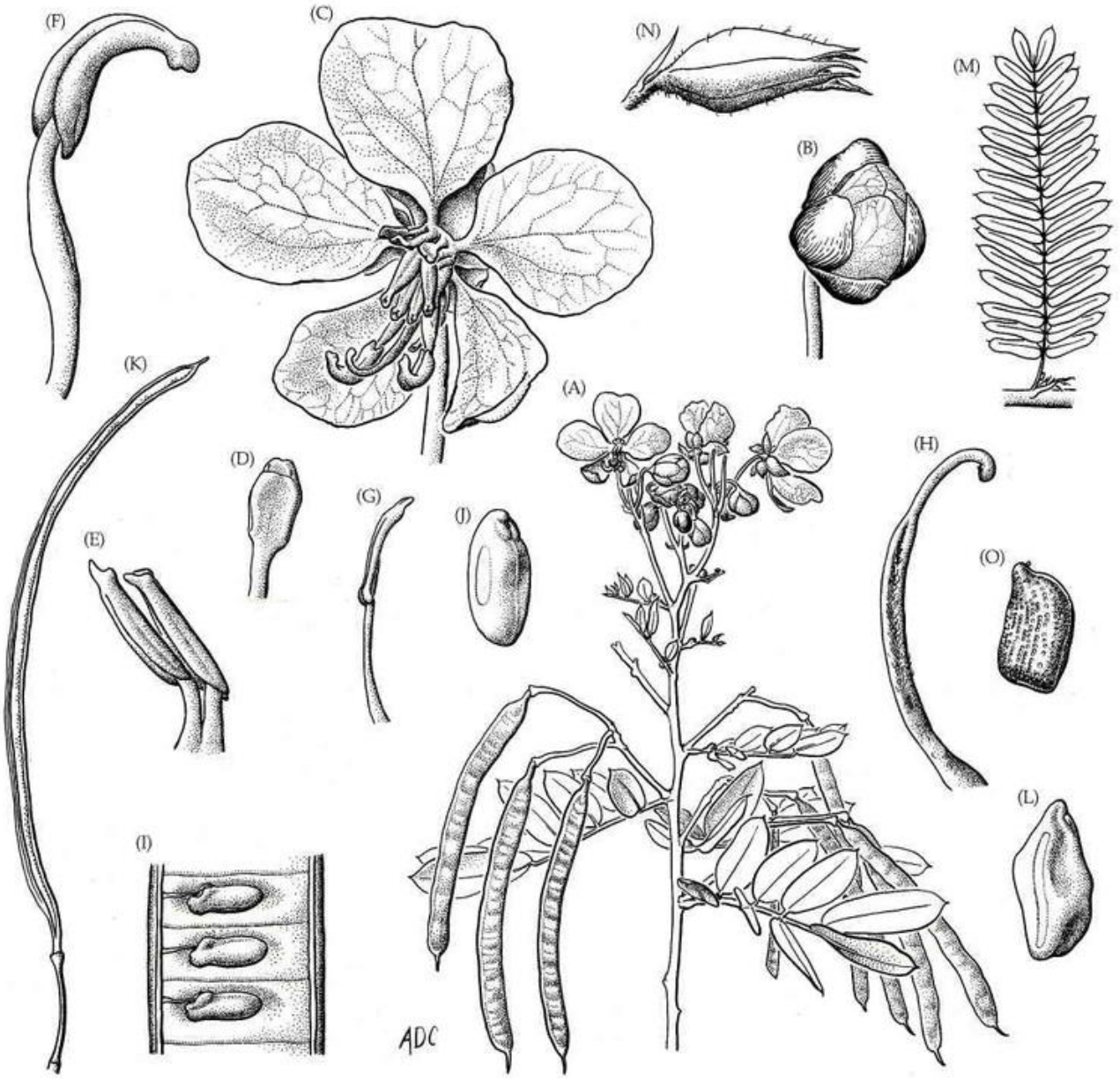


FIGURA 9.70 Fabaceae, subfamília "Caesalpiniodeae". (A-J) *Senna bahamensis*: (A) ramo florido com frutos imaturos (× 0,75); (B) botão (× 3); (C) flor (× 2); (D) estaminódio superior (× 6); (E) estames laterais funcionais (× 6); (F) estame funcional inferior (× 6); (G) estaminódio inferior (× 6); (H) gineceu (× 6); (I) porção do fruto imaturo com sementes em desenvolvimento (× 4,5); (J) semente (× 6). (K-L) *S. obtusifolia*: (K) legume (× 0,75); (L) semente (× 6). (M-O) *Chamaecrista fasciculata*: (M) folha pinado-composta com estípulas (× 0,75); (N) botão (× 3); (O) semente (× 6). (Fonte: Robertson e Lee 1976, *J. Arnold Arbor.* 57: p. 38.)

lenho e embriologia, têm sido utilizadas para sugerir uma relação próxima com Sapindales (Dickison 1981; Thorne 1992). Alguns botânicos têm considerado Fabaceae como próxima de Rosaceae porque ambas apresentam folhas estipuladas e hipanto. Atualmente nenhuma dessas relações recebe suporte.

Em geral, são reconhecidos três subgrupos dentro de Fabaceae: "Caesalpinioideae", Mimosoideae e Faboideae (= Papilionoideae). Na maioria das classificações (Polhill et al. 1981) esses grupos são considerados subfamílias, mas às vezes são tratados como famílias separadas (Cronquist 1981; Dahlgren 1983). Os caracteres diagnósticos para cada subfamília estão indicados na Tabela 9.2. Análises filogenéticas baseadas em caracteres morfológicos (Chappill 1994; Tucker e Douglas 1994) e em seqüências de DNA (Bruneau et al. 2001; Doyle 1987; Doyle e Luckow 2003; Doyle et al. 1997; Kajita et al. 2001; Lavin et al. 2005; Wojciechowski et al. 2004) mostram que "Caesalpinioideae" é parafilética, com alguns gêneros mais proximamente relacionados com Mimosoideae e outros mais relacionados com Faboideae do que entre eles

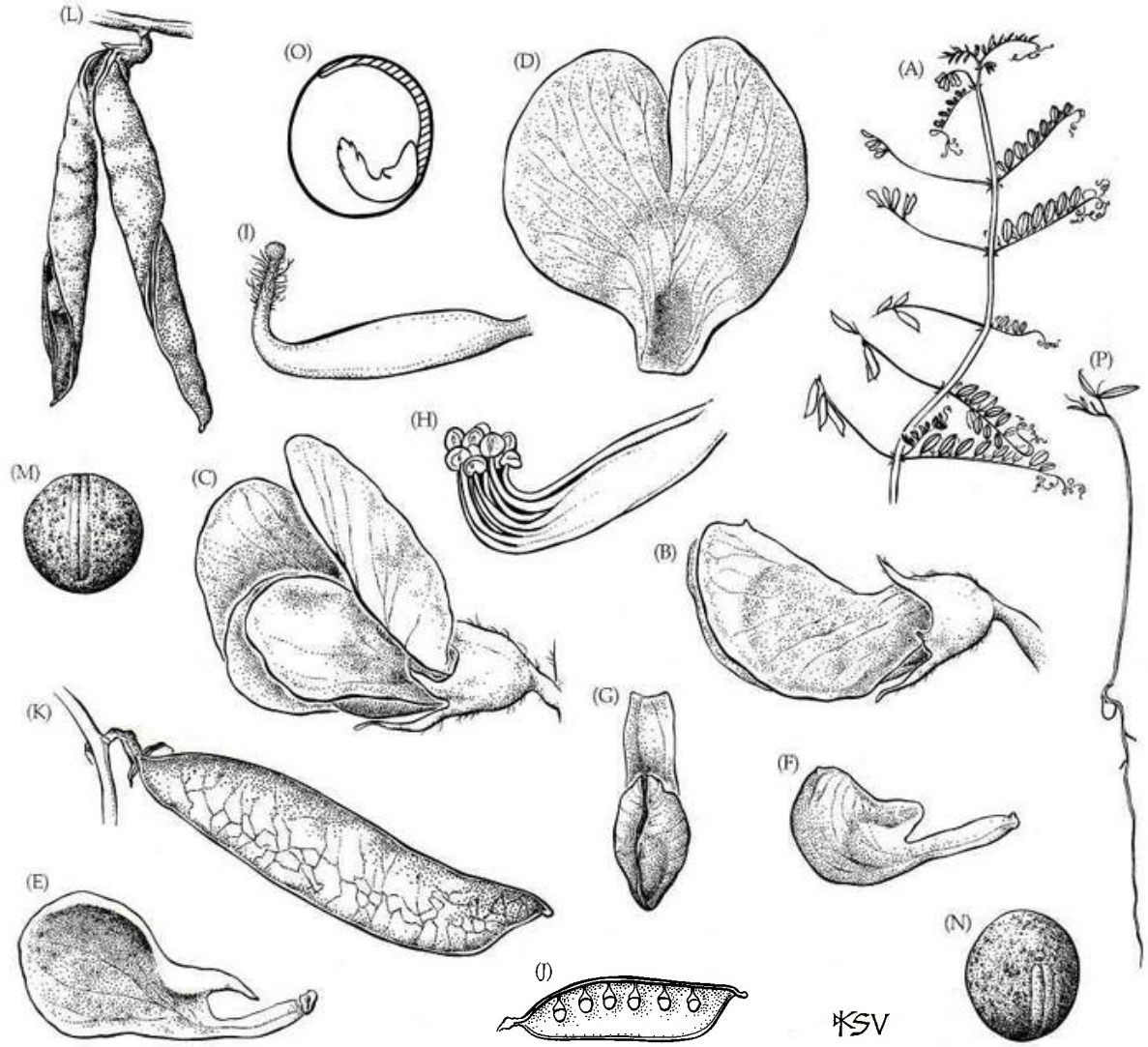


FIGURA 9.71 Fabaceae, subfamília Faboideae. *Vicia ludoviciana*: (A) ápice de caule com flores e frutos (× 0,3); (B) vista lateral do botão (× 5); (C) flor (× 5); (D) estandarte (× 5); (E) superfície interna de uma ala (× 5); (F) superfície interna de uma das pétalas da quilha (× 5); (G) quilha em vista frontal (× 5); (H) androceu com nove estames fusionados e um livre (× 7); (I) gineceu unicarpelado (× 7); (J) fruto jovem, uma valva removida para mostrar os óvulos (× 1,5); (K) legume maduro (× 3); (L) legume deiscente (× 2,5); (M, N) sementes, observe o hilo circundando metade da semente (× 6); (O) semente em secção transversal, observe a região do hilo (hachurado) e embrião grande, cotilédone e eixo curvo (× 8); (P) plântula. (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 60.)

mesmos. Um clado *Cercis* + *Bauhinia*, junto com outro clado contendo *Hymenae*, *Brownea* e *Amherstia*, entre outros, deve ser o grupo-irmão dos demais *taxa* da família. Dentro de Faboideae, está claro que as linhagens temperadas e herbáceas derivaram recentemente a partir de grupos tropicais lenhosos, embora o número de vezes do aparecimento do hábito herbáceo permaneça incerto (Lavin com. pess.). Análises cladísticas detalhadas agora estão disponíveis para muitas tribos de Fabaceae. *Swartzia* e *Cladrastis* (e *taxa* afins) provavelmente representam clados basais de Faboideae.

Muitos gêneros de Fabaceae apresentam relações coevolutivas interessantes com diversas espécies de formigas. Nectários extraflorais são comuns em Mimosoideae e "Caesalpinioideae", e as estípulas modificadas de algumas espécies de *Acacia* são habitadas por formigas que protegem a planta contra herbivoria (McKey 1989).

As flores de Fabaceae são extremamente variáveis em tamanho, forma, coloração e polinizadores (Prancha 9.11A,B,E,F). Polinizadores à procura de néctar incluem abelhas, vespas, formigas, borboletas, moscas, coleópteros, aves e morcegos, embora a polinização por abelhas seja a mais característica, sobretudo em Faboideae (Arroyo 1981). As flores especializadas com simetria bilateral desse grupo apresentam uma conspícua pétala estandarte, que funciona como atrativo visual, e duas alas, que servem como plataforma de pouso para insetos visitantes. Quando uma abelha pousa e procura por néctar, pressiona as pétalas da quilha, que envolvem os estames e o ovário, fazendo com que os estames e o estigma

TABELA 9.2 Caracteres diagnósticos para as subfamílias de Fabaceae (= Leguminosae)

	Mimosoideae	"Caesalpinioideae	Faboideae (=Papilionoideae)
Gêneros/espécies	40/2.500	150/2.700	429/12.615
Gêneros representativos	*Acacia, Albizia, Calliandra, Inga, Leucaena, Mimosa, Parkia, Pithecellobium, Prosopis*	*Bauhimia, Caesalpinia, Cassia, Chamaecrista, Cercis, Delonix, Gleditsia, Parkinsonia, Senna, Tamarindus*	*Arachis, Astragalus, Baptisia, Crotalaria, Desmodium, Glycine, Indigofera, Lupirus, Melilotus, Phaseolus, Pisum, Robinia, Tephrosia, Trifolium, Vicia, Wisteria*
Hábito	Árvores a arbustos; ocasionalmente ervas	Árvores a arbustos; ocasionalmente ervas	Ervas, arbustos ou árvores
Folhas	Geralmente bipinado-compostas	Geralmente pinado ou bipinado-compostas	Pinado-compostas a trifolioladas; ocasionalmente unifolioladas
Inflorescência	Flores densas abrindo ± simultaneamente	Flores ± laxas, abrindo seqüencialmente	Flores ± laxas abrindo seqüencialmente
Corola	Radial	Geralmente bilateral (algumas radiais)	Bilateral (na maioria)
	Valvada	Imbricada, com a pétala superior geralmente mais interna	Imbricada, com a pétala superior mais externa, duas pétalas basais conatas ou aderentes no ápice
	Individualmente não-vistosa	Geralmente vistosa	Vistosa
Estames	(10–∞)	(10–1)	(10) ou (9) + 1
	Vistosos	Geralmente não-vistosos	Não-vistosos
Pólen	Mônades, tétrades, políades	Mônades	Mônades
Línea em forma de U na semente (pleurograma)	Presente	Geralmente ausente	Ausente

contatem a região ventral do inseto. Ocorrem outros mecanismos diversos de apresentação do pólen; o estigma e os estames das flores de *Genista* e *Medicago*, por exemplo, têm apresentação explosiva. A polinização cruzada é favorecida pela presença de protandria.

Fabaceae apresenta grande diversidade de mecanismos de dispersão. Um grande número de espécies apresenta legumes de deiscência elástica. As valvas são higroscópicas e a pressão interna aumenta à medida que o fruto seca; eventualmente as duas valvas tornam-se retorcidas, separam-se e ejetam as sementes. Outras espécies apresentam legumes fortemente achatados que, uma vez abertos, ejetam passivamente as sementes quando chacoalhadas pelo vento. *Cassia, Gleditsia* e *Enterolobium* apresentam frutos indeiscentes e mais ou menos duros, dentro dos quais as sementes estão envolvidas por uma polpa doce à amarga. Esses frutos geralmente caem no solo em baixo da árvore e são dispersos por mamíferos. Os frutos de *Tamarindus* e *Inga* são carnosos e dispersos por vertebrados. Muitas espécies apresentam frutos que, quando abertos, expõem sementes ariladas (como em *Pithecellobium* e *Acacia*) ou sementes coloridas (como em *Abrus* e *Erythrina*; Prancha 9.11C) e são principalmente dispersas por aves – no último caso, por engodo, pois as sementes não são comestíveis. Integrantes de muitos gêneros apresentam frutos adaptados à dispersão pelo vento; os frutos podem ser indeiscentes, com uma ou poucas sementes, e alados, como em *Hymenolobium, Tipuana, Peltophorum* e *Pterocarpus*, ou inflados e globosos, como em *Oxytropis* e *Crotalaria*. *Trifolium* e *Astragalus* apresentam diversas estruturas acessórias para a dispersão pelo vento. Os frutos de *Piscidia* são lomentos que se dividem em segmentos alados contendo uma ou poucas sementes. Os lomentos de *Desmodium* e *Aeschynomene*, que se dividem transversalmente em segmentos unisseminados, estão cobertos com pêlos em forma de gancho, o que promove o transporte externo por diversos tipos de animais. Algumas poucas espécies de *Acacia* apresentam sementes dispersas por formigas.

Referências adicionais: Arroyo 1981; Augspurger 1989; Elias 1974; Herendeen et al. 1992; Isley 1998; Lewis et al. 2005;

Oldeman 1989; Polhffl 1981; Robertson and Lee 1976; Schrire 1989; Verma and Standley 1989; Weberling 1989.

Polygalaceae Hoffmannsegg & Link (Família da poaia)

Ervas a árvores, ou lianas; freqüentemente produzindo saponinas triterpenóides e salicilato de metila. Pêlos simples. *Folhas alternas, espiraladas ou dísticas, simples,* inteiras, com venação peninérvea; estípulas ausentes ou com pares de glândulas ou espinhos. Inflorescências indeterminadas, racemosas a paniculadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. **Flores** bissexuais, **± bilaterais.** *Sépalas geralmente 5,* livres a variavelmente conatas, *com freqüência apenas as duas abaxiais conatas, muitas vezes com as 2 laterais maiores do que as outras e petalóides. Pétalas* (5-) *3, com 2 adaxiais e 1 abaxial, livres, mas freqüentemente todas adnatas ao tubo estaminal, a abaxial freqüentemente navicular e com freqüência também apresenta apêndices,* imbricadas. *Estames* (4-) *8* (-10); *filetes* livres *ou conatos, adnatos às pétalas; anteras deiscentes por 1 ou 2 poros ± apicais,* ou fendas longitudinais; **grãos de pólen policolporados.** Carpelos 2 ou 3 (-8), conatos; ovário súpero, com placentação axial, mas às vezes pseudomonômero; estilete freqüentemente com um ramo estigmático e outro estéril, este último terminando em um tufo de pêlos; estigma capitado. Óvulos 1 (2 a muitos) por lóculo. Disco nectarífero às vezes presente. *Fruto cápsula loculicida, sâmara, drupa, baga ou noz;* sementes freqüentemente com pêlos rígidos, às vezes ariladas; endosperma presente a ausente (Figura 9.72).

Fórmula floral:

X, K(5), C3(–5), A(4–10), G(2–3); cápsula

Distribuição: amplamente distribuída; tropical a temperada.

Gêneros/espécies: 17/850. ***Principais gêneros:*** *Polygala* (550 spp.), *Monnina* (125) e *Muraltia* (115). Os dois primeiros gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: algumas poucas espécies de *Polygala* e *Securidaca* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: Polygalaceae é hipoteticamente monofilética com base em caracteres morfológicos e de *trnL-F.* O grupo é composto por dois clados principais (Persson 2001). O primeiro inclui *Xanthophyllum* e é diagnosticado pelo acúmulo de alumínio nos tecidos e pelos filetes estaminais livres. O segundo principal clado inclui a maior parte dos gêneros da família e é sustentado pela presença de uma pétala inferior navicular, estames deiscentes por poros terminais e estilete curvo. A maioria dos gêneros desse clado *(Polygala, Monnina, Muraltia* e *Securidaca)* apresenta numerosas sinapomorfias adicionais (p. ex., flores com três pétalas evidentes, dois carpelos e um estilete bífido com apenas um estigma funcional) e constitui Polygaleae, dentro da qual o grande gênero *Polygala* não é monofilético.

Polygalaceae tem sido considerada próxima de Malpighiaceae ou Krameriaceae, e todas as três famílias apresentam flores zigomorfas (Cronquist 1981). No entanto, análises de seqüências de DNA situam Polygalaceae como grupo-irmão de Fabaceae, em Fabales, como aqui delimitada. As flores da maioria das espécies de Polygalaceae parecem notavelmente semelhantes àquelas das leguminosas (Faboideae), no entanto as estruturas envolvidas não são homólogas. As asas das flores das Faboideae são pétalas laterais, enquanto as de Polygalaceae são sépalas laterais. A quilha de Faboideae é formada pela fusão ou adnação de duas pétalas, enquanto a quilha de Polygalaceae é constituída por uma única pétala.

As vistosas flores de muitas Polygalaceae atraem diversas abelhas e vespas e funcionam de modo similar ao das flores das leguminosas (Faboideae). A autopolinização também é bem conhecida e acontece pela curvatura do estilete ou por movimento do ramo estéril do estilete. Algumas espécies produzem flores cleistógamas. As sâmaras de *Securidaca* são dispersas pelo vento. As cápsulas loculicidas de *Polygala* liberam sementes com estruturas lobadas e arilóides e são dispersas a curtas distâncias por formigas. Espécies com frutos carnosos são dispersas por vertebrados.

Referências adicionais: Eriksen 1993a,b; Miller 1971a; Verkerke 1985.

Rosales

A monofilia de Rosales recebe forte suporte de análises de seqüências de DNA (APG 1998, 2003, Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 2000; Sytsma et al. 2002). A ordem é morfologicamente muito heterogênea, mas a redução (ou ausência) de endosperma deve ser sinapomórfica para esse grupo. A presença de um hipanto também deve ser sinapomórfica, e essa estrutura é observada nas famílias Rosaceae, Rhamnaceae e em algumas Ulmaceae; provavelmente deve ter sido perdida nas famílias mais derivadas Cannabaceae, Moraceae e Urticaceae, que apresentam flores muito reduzidas (Figura 9.73). Rosales também inclui Elaeagnaceae (oliveira russa).

As relações filogenéticas dentro da ordem ainda são um tanto incertas, mas Ulmaceae, Cannabaceae, Moraceae e Urticaceae provavelmente constituem um clado, que é diagnosticado pela presença de cistólitos (concreções de carbonato de cálcio) globosos a alongados dentro de células especializadas (litocistos), flores reduzidas e inconspícuas, com 5 estames ou menos e ovários 2-carpelares, uniloculares com um único óvulo apical (a basal) (Humphries e Blackmore 1989; Judd et al. 1994; Sytsma et al. 2002). A presença de dentes urticóides (que não são glandulares e apresentam uma nervura mediana fina e nervuras laterais convergentes) e alguns caracteres de anatomia da madeira também devem ser sinapomórficos. Essas famílias são freqüentemente tratadas como a ordem Urticales (Cronquist 1981, 1988; Thorne 1992). Às vezes elas têm sido incluídas no complexo das hamamelídeas (isto é, Platanaceae, Hamamelidaceae, Fagaceae, Betulaceae, etc.; ver

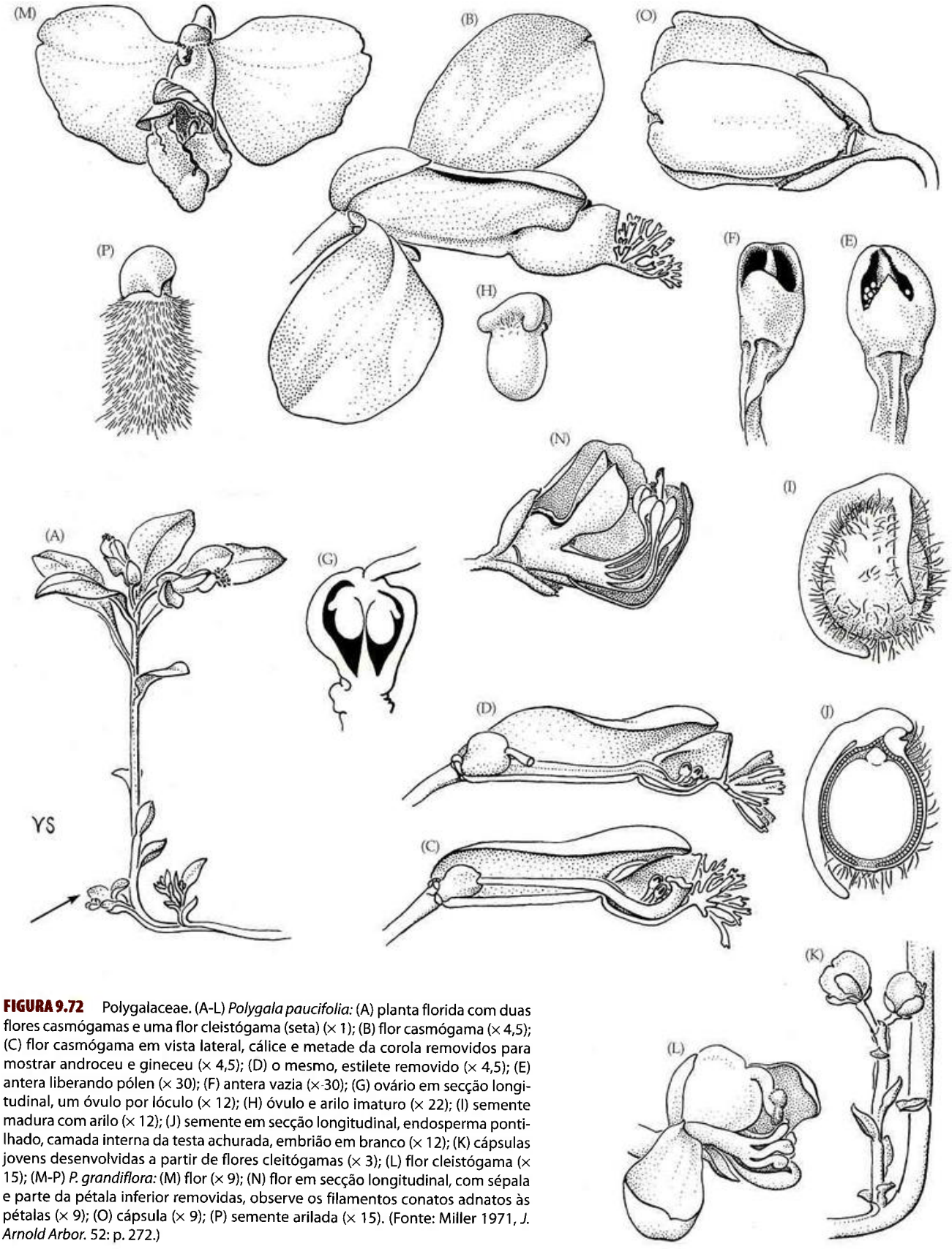


FIGURA 9.72 Polygalaceae. (A-L) *Polygala paucifolia:* (A) planta florida com duas flores casmógamas e uma flor cleistógama (seta) (× 1); (B) flor casmógama (× 4,5); (C) flor casmógama em vista lateral, cálice e metade da corola removidos para mostrar androceu e gineceu (× 4,5); (D) o mesmo, estilete removido (× 4,5); (E) antera liberando pólen (× 30); (F) antera vazia (× 30); (G) ovário em secção longitudinal, um óvulo por lóculo (× 12); (H) óvulo e arilo imaturo (× 22); (I) semente madura com arilo (× 12); (J) semente em secção longitudinal, endosperma pontilhado, camada interna da testa achurada, embrião em branco (× 12); (K) cápsulas jovens desenvolvidas a partir de flores cleitógamas (× 3); (L) flor cleistógama (× 15); (M-P) *P. grandiflora:* (M) flor (× 9); (N) flor em secção longitudinal, com sépala e parte da pétala inferior removidas, observe os filamentos conatos adnatos às pétalas (× 9); (O) cápsula (× 9); (P) semente arilada (× 15). (Fonte: Miller 1971, *J. Arnold Arbor.* 52: p. 272.)

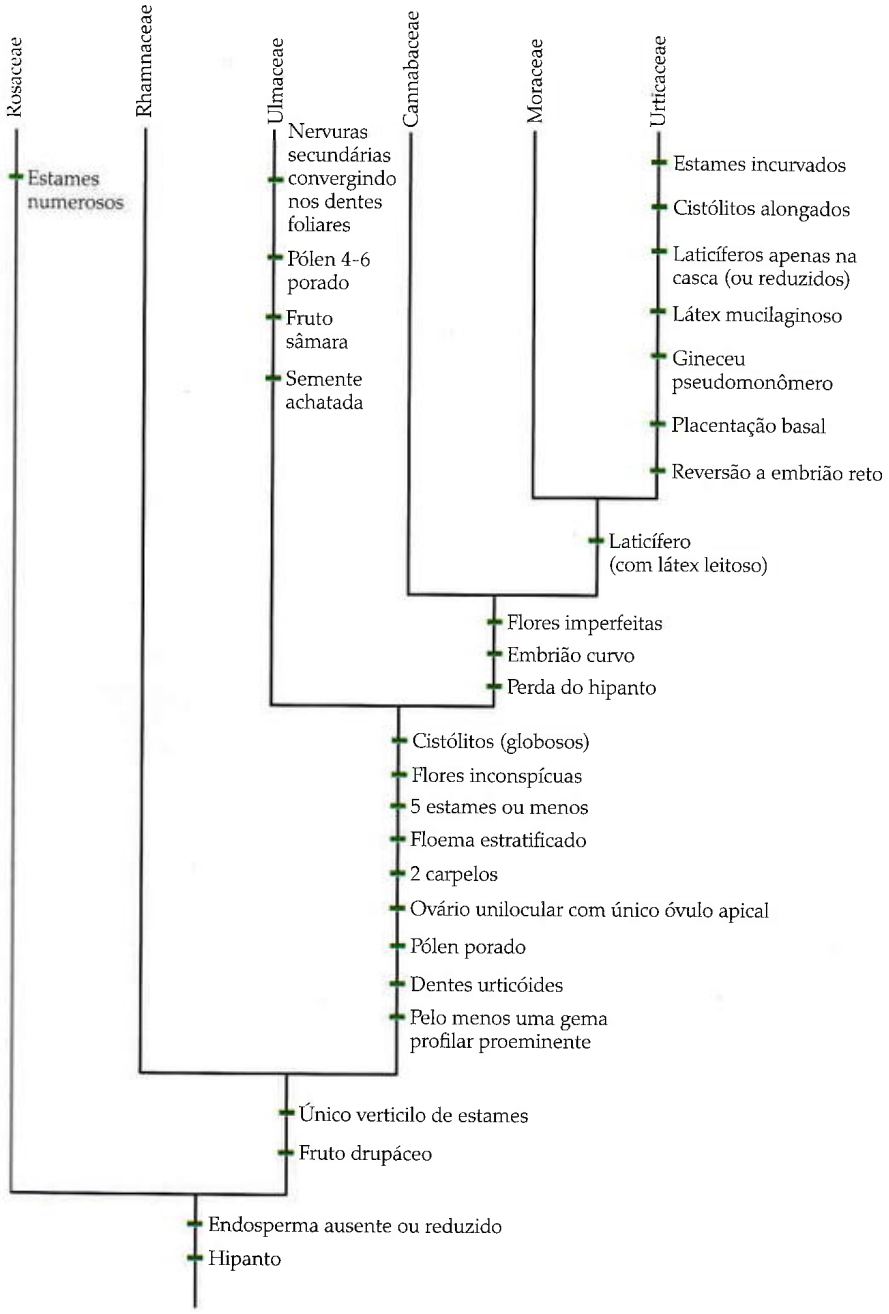


FIGURA 9.73 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Rosales. Essa árvore mostra apenas caracteres estruturais, mas sua topologia é também sustentada por dados moleculares. (Adaptada de Judd et al. 1994; Sytsma et al. 2002 e Datwyler e Weiblen 2004.)

Cronquist 1981), mas muitos sistematas têm considerado que elas derivam de ancestrais malvóides (Berg 1977, 1989; Dahlgren 1983; Thorne 1992). Aqui, elas são consideradas como proximamente relacionadas com Rosaceae e Rhamnaceae, portanto são incluídas dentro de Rosales.

Ulmaceae é provavelmente o grupo-irmão de um clado formado por Cannabaceae + Moraceae + Urticaceae. Este último clado é diagnosticado pela presença consistente de flores unissexuais e embriões curvos. *Celtis, Trema* e *taxa* afins, aqui incluídos em Cannabaceae (junto com *Cannabis* e *Humulus*), outrora foram incluídos dentro de Ulmaceae por muitos sistematas (Cronquist 1981), criando assim um grupo parafilético (isto é, Ulmaceae s.l.). Ulmaceae e os *taxa* lenhosos de Cannabaceae (p. ex., *Celtis, Trema* e *taxa* afins) são distinguidos pelo padrão de vernação e venação foliar; morfologia floral, sexualidade e anatomia; tipo de fruto; anatomia da madeira; química de flavonóides; tipo de plastídios de células crivadas; e número cromossômico (Grudzinskaja 1967; Omori e Terabayashi 1993; Terabayashi 1991). Para a maioria desses caracteres, Cannabaceae é mais parecido com Urticaceae e com Moraceae do que com Ulmaceae, e algumas dessas semelhanças provavelmente representam sinapomorfias adicionais para o clado formado por Cannabaceae + Moraceae + Urticaceae. O Clado Urticaceae + Moraceae é sustentado por seqüências de DNA e pela presença de laticíferos; dentro desse clado, Moraceae é o grupo-irmão de Urticaceae, esta última família é sustentada pela presença de laticíferos restritos à casca, látex mucilaginoso, gineceu pseudomonômero, placentação basal e pela presença de cistólitos alongados (ausentes em *Cecropia* e *taxa* afins).

Rhamnaceae deve ser o grupo-irmão do clado que contém de Ulmaceae até Urticaceae, ambos os grupos mostram redução no número de estames (até um verticilo de estames ou menos). A pequena família Elaeagnaceae (com características escamas peltadas, prateadas a douradas e sem pétalas) deve ser o grupo-irmão de Rhamnaceae; ambas as famílias apresentam óvulos basais. Rosaceae deve ser o grupo-irmão de todos os outros grupos de Rosales.

Rosales contém 9 famílias e cerca de 6.300 espécies; as principais famílias são **Rosaceae, Rhamnaceae, Ulmaceae, Cannabaceae, Urticaceae** e **Moraceae.**

Rosaceae A. L. de Jussieu
(Família das rosas)

Ervas, arbustos ou árvores (cerca de três quartos dos gêneros são plantas lenhosas), com freqüência rizomatosas, raramente lianas; espinhos às vezes presentes; presença de glicosídeos cianogênicos e sorbitol em alguns grupos. Pêlos tipicamente

Chave para as Principais Famílias de Rosales

1. Indumento com muitas escamas peltadas e pêlos estrelados; flores sem pétalas e com um único carpelo . . . . . Elaeagnaceae
1. Indumento diverso, mas em geral não densamente estrelado; flores com ou sem pétalas; gineceu com 1 a muitos carpelos livres a conatos 2
2. Flores com hipanto secretor de néctar; carpelos 1 a numerosos; livres a conatos, neste último caso com placentação axial; estames 4 a numerosos 3
2. Flores sem hipanto, ou se presente, não nectarífero; carpelos 1 ou 2, conatos com placentação apical ou basal; estames 1-5 4
3. Estames 4 ou 5, opostos às pétalas; pétalas côncavas ou cuculadas, cada uma envolvendo um estame na antese . . . . . **Rhamnaceae**
3. Estames 10 a numerosos; pétalas planas a ligeiramente côncavas, não envolvendo os estames na antese . . . . . **Rosaceae**
4. Nervuras secundárias convergindo diretamente nos dentes foliares; flores bissexuais ou unissexuais; embrião reto; frutos secos, geralmente sâmaras ou nucóides . . . . . **Ulmaceae**
4. Nervuras secundárias não convergindo diretamente nos dentes foliares, freqüentemente formando uma série de curvas; flores consistentemente unissexuais; embrião curvo a reto; fruto drupa ou aquênio 5
5. Laticíferos ausentes, seiva aquosa; frutos não agregados . . . . . **Cannabaceae**
5. Laticíferos presentes, mas às vezes reduzidos; seiva com látex branco ou aquosa; frutos aquênios ou drupas, com freqüência densamente agrupados, agregados e associados com estruturas acessórias; plantas lenhosas a herbáceas 6
6. Látex amplamente distribuído em toda a planta, branco; cistólitos ± globosos; gineceu geralmente com 2 carpelos com placentação apical . . . . . **Moraceae**
6. Látex restrito à casca ou praticamente ausente, leitoso a translúcido e mucilaginoso; cistólitos ± alongados ou ausentes; gineceu pseudomonômero, com placentação ± basal . . . . . **Urticaceae**

simples, às vezes glandulares, ocasionalmente estrelados; acúleos às vezes presentes. Folhas geralmente alternas e espiraladas, simples a freqüentemente compostas palmadas ou pinadas, lâmina freqüentemente com dentes de ápice glandular, com venação peninérvea ou palmada; *estípulas geralmente presentes.* Inflorescências diversas. *Flores freqüentemente vistosas,* bissexuais ou raramente unissexuais (então, plantas dióicas ou monóicas), geralmente radiais, com *hipanto que vai de plano até a forma de taça ou cilíndrico, livre ou adnato aos carpelos, freqüentemente expandido na frutificação, com disco nectarífero na região interna. Sépalas,* geralmente 5, às vezes alternando com os lobos do epicálice. Pétalas geralmente 5, freqüentemente ungüiculadas, imbricadas, raramente ausentes. **Estames geralmente numerosos,** freqüentemente 15 ou mais, mas às vezes 10 ou menos; filetes livres ou basalmente fusionados com o disco nectarífero; pólen tricolporado. Carpelos 1 a muitos, livres a conatos, às vezes adnatos ao hipanto; ovário súpero a ínfero; estiletes em número igual ao dos carpelos; estigmas terminais; óvulos 1, 2, ou freqüentemente mais por carpelo, basais, laterais ou apicais (quando os carpelos são livres) ou placentação ± axial (quando os carpelos estão fusionados). Fruto folículo, aquênio (exposto ou oculto dentro do hipanto que às vezes é carnoso), pomo, drupa, agregado de drupas, folículos ou aquênios ou raramente cápsula. Endosperma geralmente ausente (Figuras 9.74-9.77).

Fórmula floral:

*, K5, C5, A10–∞, $\underline{\overline{G(1–\infty)}}$; aquênio, agregado de drupas, folículos, drupa, pomo

Distribuição e ecologia: família cosmopolita, porém mais abundante no Hemisfério Norte. Alguns gêneros, tais como *Lyonothamnus,* apresentam distribuição muito restrita. Em contraste, *Rubus* (framboesas, amoras silvestres) é nativo dos 6 continentes. Os *taxa* herbáceos ocorrem em florestas temperadas, no sub-bosque, em ambientes encharcados (de água salobra ou doce), na tundra ártica, em campos naturais e em beiras de estradas. *Taxa* lenhosos, tais como *Rubus, Crataegus, Amelanchier* e algumas espécies de *Prunus* são elementos conspícuos nos primeiros estágios da sucessão. Espécies arbóreas, como *Prunus serotina,* são componentes de florestas deciduais maduras. Quatro gêneros (*Cercocarpus, Chamaebatiaria, Dryas* e *Purshia,* todos em Dryadoideae, como aqui definida) fixam nitrogênio através da simbiose com actinomicetos do gênero *Frankia.*

Gêneros/espécies: 90/3.000; os principais gêneros são listados na discussão que se segue.

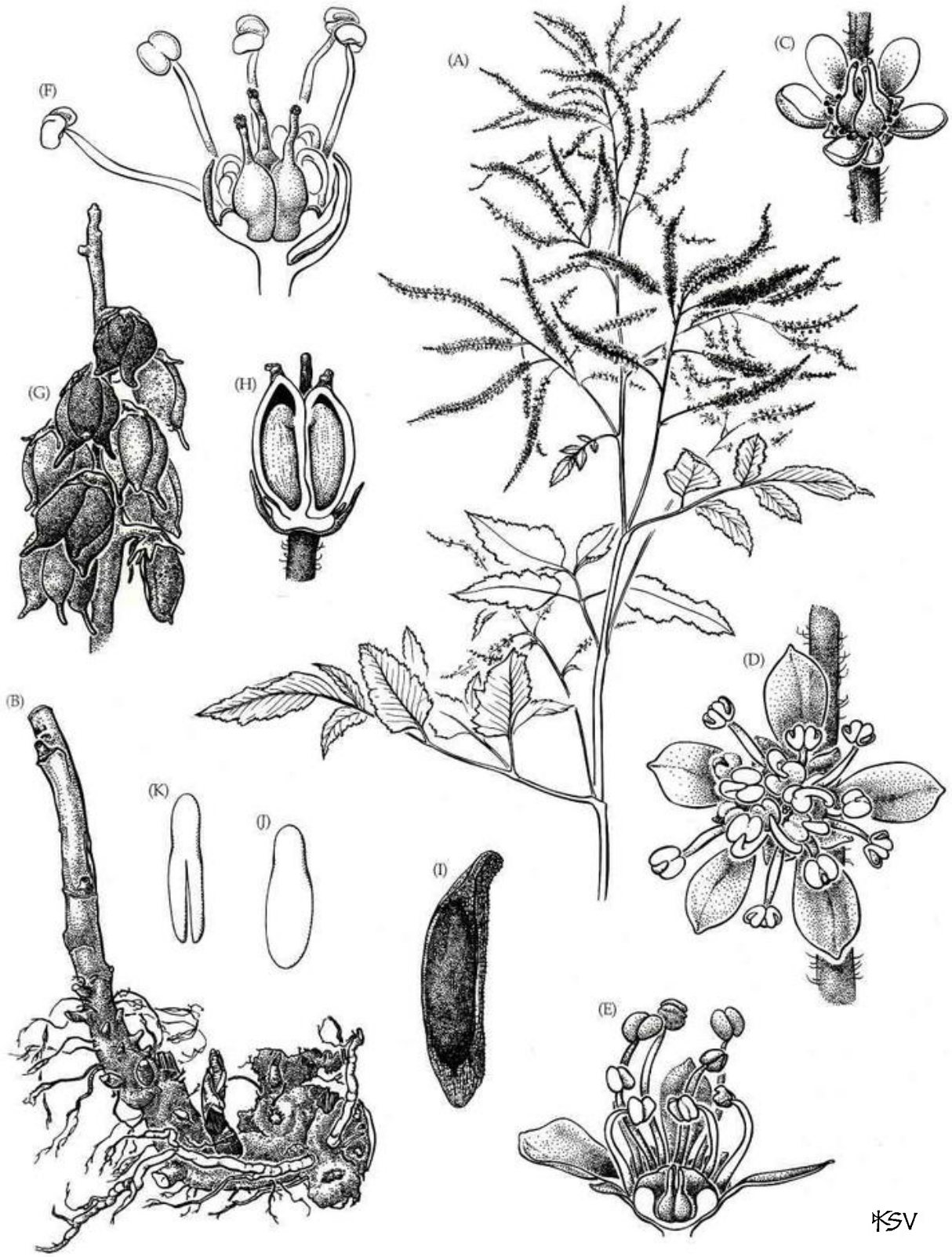


FIGURA 9.74 Rosaceae, subfamília Spiraeoideae, tribo Spiraeeae. *Aruncus dioicus:* (A) ramo florido de planta estaminada (× 0,3); (B) porção do rizoma com a base do caule (× 0, 75); (C) flor carpelada (× 17); (D) flor estaminada (× 17); (E) flor estaminada em secção longitudinal, observe o disco nectarífero e os carpelos rudimentares (× 17); (F) flor bissexual (de planta "estaminada") em secção longitudinal, pétalas removidas (× 17); (G) frutos (× 7); (H) fruto em desenvolvimento, em secção longitudinal (× 17); (I) semente (× 30); (J) embrião (× 30); (K) o mesmo em vista lateral (× 30). (Fonte: Robertson 1974, *J. Arnold Arbor.* 55: p. 326.)

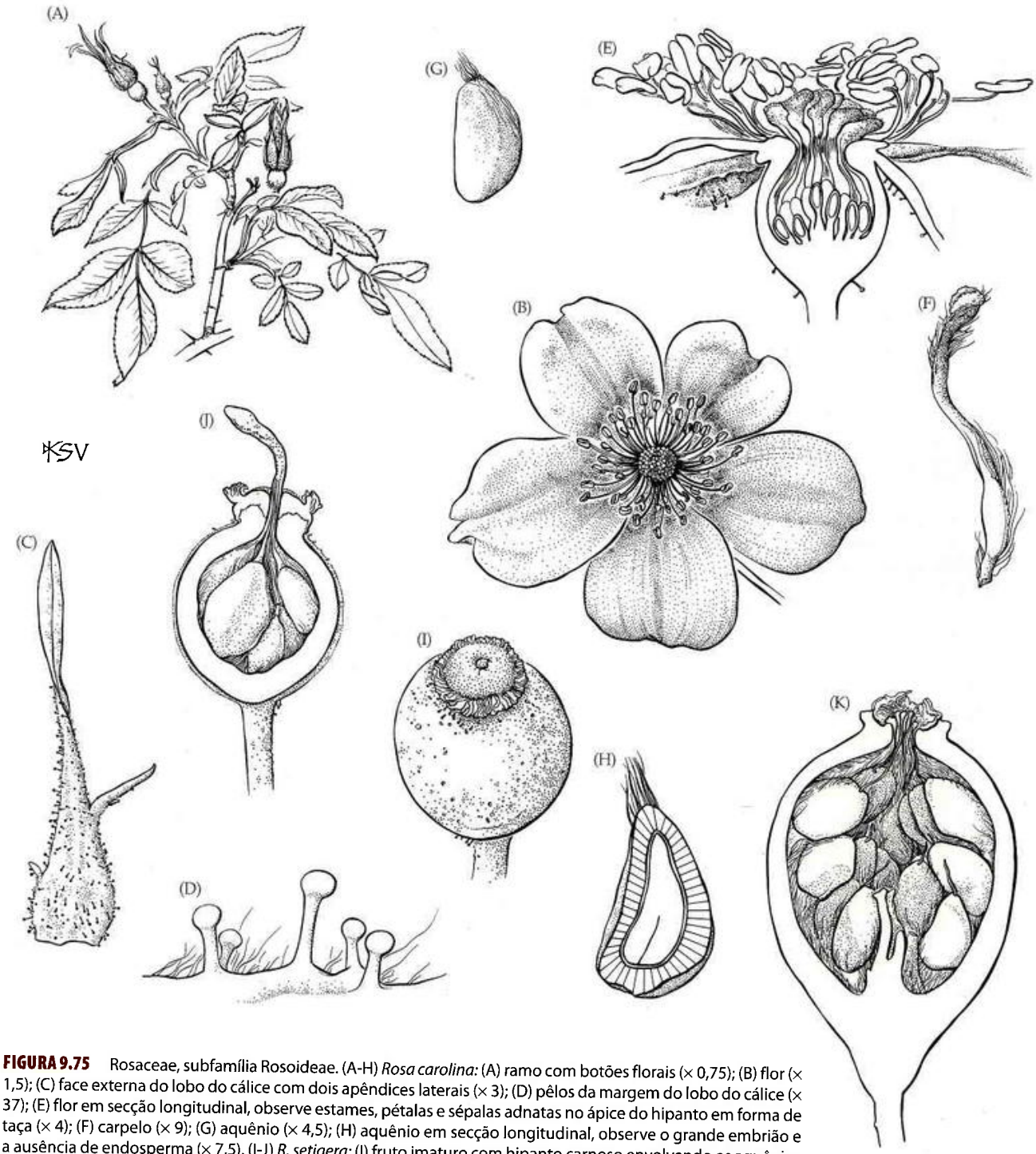


FIGURA 9.75 Rosaceae, subfamília Rosoideae. (A-H) *Rosa carolina:* (A) ramo com botões florais (× 0,75); (B) flor (× 1,5); (C) face externa do lobo do cálice com dois apêndices laterais (× 3); (D) pêlos da margem do lobo do cálice (× 37); (E) flor em secção longitudinal, observe estames, pétalas e sépalas adnatas no ápice do hipanto em forma de taça (× 4); (F) carpelo (× 9); (G) aquênio (× 4,5); (H) aquênio em secção longitudinal, observe o grande embrião e a ausência de endosperma (× 7,5). (I-J) *R. setigera:* (I) fruto imaturo com hipanto carnoso envolvendo os aquênios (× 4,5); (J) secção longitudinal do fruto (× 4,5). (K) *R. eglanteria:* secção longitudinal do fruto, observe os aquênios aderidos em vários níveis ao hipanto carnoso (× 3). (Fonte: Robertson 1974 *J. Arnold Arbor.* 55: p. 613.)

Importância econômica e produtos: a família é economicamente importante pela grande quantidade de frutíferas e plantas ornamentais provindas de regiões temperadas. De grande importância é *Malus domestica* (maçã), nativa do Velho Mundo, hoje com milhares de cultivares explorados em regiões temperadas. *Prunus* fornece uma ampla variedade de frutos: *P. dulcis* (amêndoa), *P. armeniaca* (abricó), *P. avium* (cereja doce), *P. cerasus* (cereja amarga), *P. persica* (pêssego), e *P. domestica* (ameixa). Outros frutos comestíveis de interesse comercial são *Pyrus* (pêra), *Rubus* (framboesas, amora-do-mato), *Fragaria* (morango), *Cydonia* (marmelo) e *Eriobotrya* (nêspera). As espécies ornamentais incluem diversas herbá-

(A)

Rosales: Rosaceae, Rosoideae
Fragaria × *ananassa:* fruto agregado

(B)

Rosales: Urticaceae
Boehmeria cylindrica: planta em flor

(C)

Rosales: Rosaceae, Spiraeoideae, tribe Pyreae
Sorbus aucuparia: flores

(D)

Rosales: Rosaceae, Rosoideae
Rosa laevigata: folhas e flores

(E)

Rosales: Rosaceae, Rosoideae
Rosa rugosa: flor em secção longitudinal

(F)

Rosales: Cannabaceae
Trema micrantha: ramo com frutos

(G)

Rosales: Moraceae
Ficus citrifolia: ramo com figos

(H)

Rosales: Rosaceae,
Spiraeoideae, triboPyreae
Crataegus crus-galli: pomos

(I)

Rosales: Ulmaceae
Ulmus americana: fruto

(J)

Rosales:
Rhamnaceae
Rhamnus frangula:
ramo com frutos

PRANCHA 9.12 Eudicotiledôneas: Rosales

Chave para os Principais Subgrupos de Rosaceae

1. Carpelos geralmente numerosos, fruto aquênio ou agregado de drupas; $x = 7$ (raramente 8); ausência de sorbitol, glicosídeos cianogênicos e flavonas; presença de ácido elágico . . . . . Rosoideae
1. Carpelos geralmente 1-5; fruto drupa, folículo, pomo ou cápsula; $x = 8, 9, 15, 16$ ou 17; presença de sorbitol, glicosídeos cianogênicos e flavonas; ausência de ácido elágico 2
2. Plantas com nódulos radicais fixadores de nitrogênio; sorbitol presente em traços . . . . . Dryadoideae
2. Plantas não fixadoras de nitrogênio; sorbitol presente em quantidades significativas . . . . . 3 (Spiraeoideae)
3. Folhas opostas, semelhantes a folhas de samambaia . . . . . *Lyonothamnus*
3. Folhas alternas (raramente opostas) e simples a compostas, mas não semelhantes a folhas de samambaia 4
4. $x = 8$ 5
4. $x = 9, 16, 17$ (raramente 8); flores com 2-5 carpelos (raramente apenas 1); fruto pomo, aquênio, folículo, cápsula ou drupa 6
5. Carpelo 1; fruto drupa . . . . . Amygdaleae
5. Carpelos 1-5; fruto drupa, agregado de drupas ou cápsula . . . . . Osmaronieae
6. Óvulos pareados, basalmente inseridos, anátropos e com obturador funicular; *taxa* hospedeiros de fungos *Phragmidium* e *Gymnosporangium*; plantas lenhosas (*Gillenia* é herbácea); $x = 17$ (9 em *Gillenia*, 15 em *Vauquelinia*); fruto pomo (exceto *Gillenia, Kageneckia, Lindleya, Vauquelinia* . . . . . Pyrodae
6. Óvulos solitários, aos pares ou numerosos por carpelo, variavelmente insertos e anátropos ou de outro tipo, não aos pares, basalmente insertos e anátropos; não hospedeiros de fungos *Phragmidium* e *Gymnosporangium*; plantas lenhosas ou herbáceas; $x = 9$ (raramente 8); fruto aquênio, folículo ou pequena drupa 7
7. Estípulas ausentes . . . . . Spiraeeae
7. Estípulas presentes, embora às vezes decíduas 8
8. Testa dura e brilhante . . . . . Neillieae
8. Testa não dura e brilhante 9
9. Epiderme foliar com projeções duras e verrucosas; folhas simples . . . . . Kerrieae
9. Epiderme foliar sem projeções duras e verrucosas; folhas compostas (simples em *Adenostoma*) . . . . . Sorbarieae

ceas dos gêneros *Alchemilla, Geum, Filipendula* e *Potentilla*, bem como muitas espécies lenhosas, especialmente dos gêneros *Amelanchier* (shadbush), *Chaenomeles, Cotoneaster, Crataegus, Exochorda, Kerria, Malus, Photinia, Physocarpus, Prunus* (cerejeiras japonesas), *Pyracantha, Rhodotypos, Rosa* (rosas), *Sorbus* e *Spiraea* (buquê-de-noiva). As rosas, talvez as plantas de jardim mais populares do mundo, são híbridos complexos desenvolvidos a partir do cruzamento de nove espécies selvagens. *Prunus serotina* produz uma madeira apreciada para artesanato e móveis de qualidade; muitos gêneros fornecem madeira.

Discussão: apesar da sua considerável diversidade de caracteres anatômicos, vegetativos e de morfologia do fruto, a família é considerada monofilética de longa data (Potter et al. 2007). A presença de numerosos estames e seqüências de DNA de cloroplasto (Evans 1999; Evans & Dickinson 1999a,b; Morgan et al. 1994; Potter et al. 2002) e do gene GBSSI (Evans et al. 2000) sustentam fortemente a monofilia de Rosaceae. Folhas alternas com estípulas mais flores vistosas de simetria radial, presença de numerosos estames e de hipanto auxiliam no reconhecimento da família. Saxifragaceae, Fabaceae, Crassulaceae e outros grupos têm sido propostos como potenciais grupos próximos da família, mas muitos genes nucleares e de cloroplasto situam Rosaceae como o grupo-irmão dos demais integrantes de Rosales.

O tipo de fruto era o critério tradicional para a subdivisão de Rosaceae em quatro subfamílias. Em duas dessas subfamílias, Amygdaloideae (Figura 9.76) e Maloideae (Figura 9.77), o tipo de fruto era uniforme. Nos pomos, o tipo de fruto exclusivo de Maloideae (Prancha 9.12H), o hipanto se fusiona com a parede do ovário e freqüentemente se expande em um tecido comestível para potenciais dispersores de sementes, como ocorre nas maçãs e nas pêras. Amygdaloideae (Prunoideae) produz drupas e *Prunus*, o gênero principal produz flores com um único carpelo. O tipo de fruto varia nas outras subfamílias. Rosoideae (Figura 9.75) apresenta aquênios ou agregados de drupas. Os aquênios podem estar associados com um receptáculo muito desenvolvido (*Fragaria*, Prancha 9.12A) ou envolvidos por um receptáculo mais ou menos urceolado ou cilíndrico em muitos gêneros. O fruto em *Rosa* é desse último tipo, e os aquênios, junto com o receptáculo que os envolve, são coletivamente denominados "quadril" (*hip*, em inglês). Em *Rubus*, as drupas são muito pequenas e agregadas. O

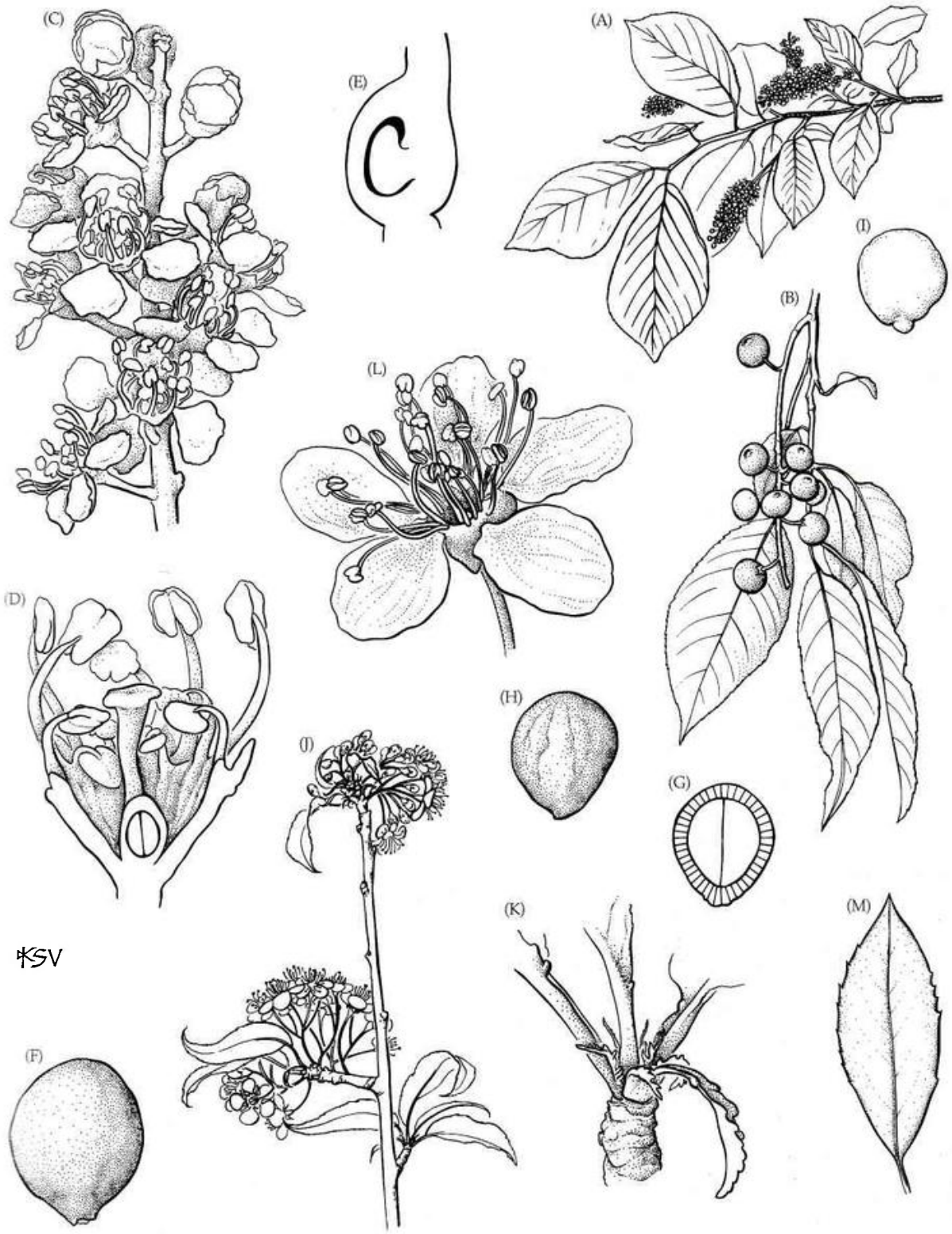


FIGURA 9.76 Rosaceae, subfamília Spiraeoideae, tribo Amygdaleae (antes Amygdaloideae). (A) *Prunus virginiana:* ramo florido (× 0,3). (B-I) *P. serotina:* (B) ramo frutificando (× 0,3); (C) ápice de racemo (× 4,5); (D) flor em secção longitudinal (pétalas removidas), observe o hipanto e o carpelo solitário com dois óvulos (× 15); (E) ovário em secção longitudinal, em ângulo reto com a secção indicada em D (× 30); (F) caroço de drupa (× 4,5); (G) caroço em secção transversal, parede hachurada, embrião em branco (× 4,5); (H) semente (× 4,5); (I) embrião (× 4,5). (J-L) *P. pensylvanica:* (J) ápice de ramo com inflorescência (× 0,75); (K) ápice de ramo mostrando bases foliares com glândulas e estípulas (× 4,5); (L) flor (× 4,5). (M) *P. caroliniana:* folha serreada-espinulada (× 0,75). (Fonte: Robertson 1974, *J. Arnold Arbor.* 55: p. 658.)

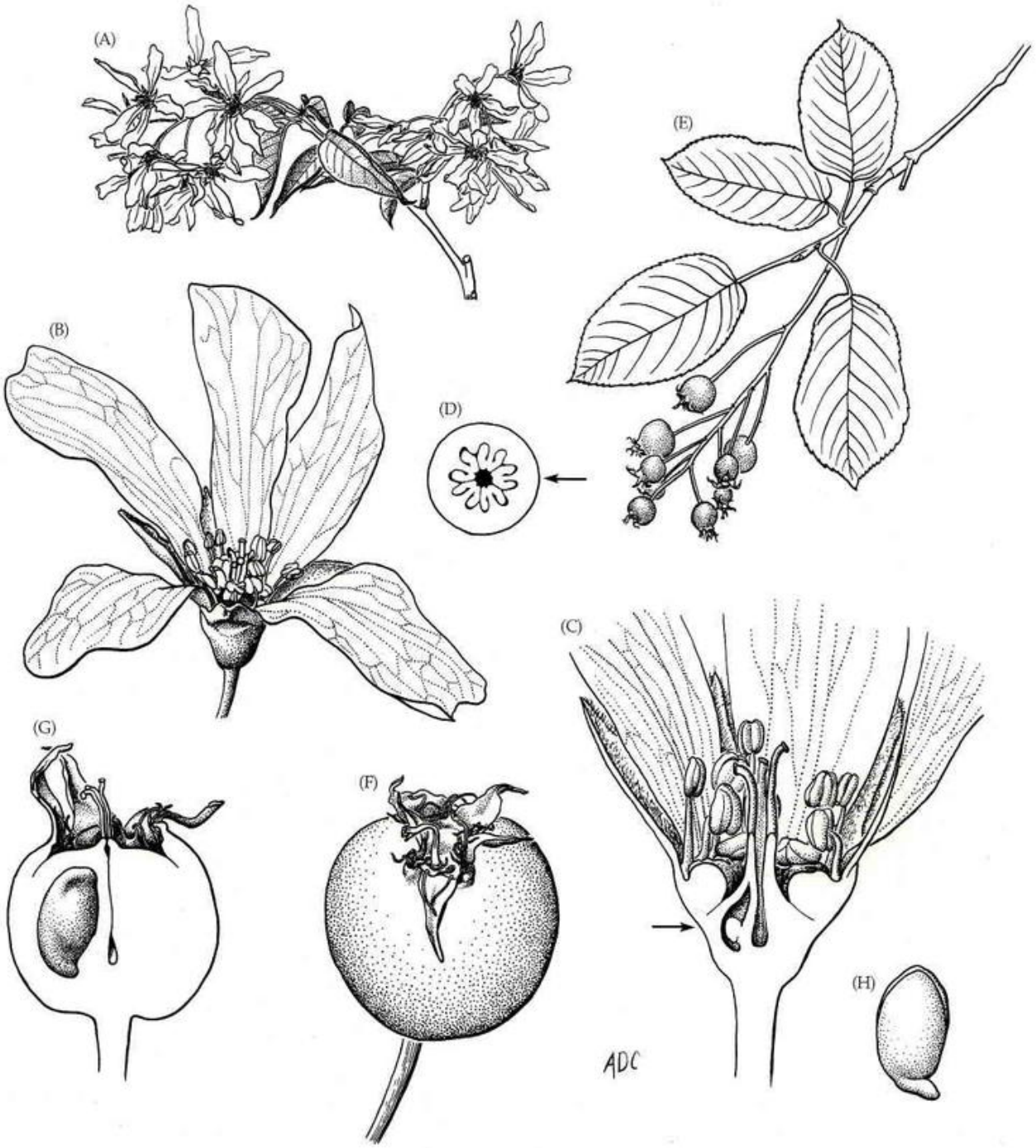


FIGURA 9.77 Rosaceae, subfamília Spiraeoideae, tribo Pyreae, subtribo Pyrinae (antes Maloideae). *Amelanchier laevis:* (A) ramo florido (× 0,75); (B) flor (× 4,5); (C) flor em secção longitudinal, observe o disco nectarífero na superfície interna do hipanto, acima dos carpelos (× 9); (D) ovário em secção transversal, no nível da seta indicada em C (× 9); (E) ramo frutificando (× 0,75); (F) pomo (× 4,5); (G) pomo em secção longitudinal, observe o ovário ínfero e a semente (à direita) (× 4,5); (H) embrião (× 9). (Fonte: Robertson 1974, *J. Arnold Arbor.* 55: p. 635.)

fruto em "Spiraeoideae", a quarta subfamília tradicional (ver Figura 9.74) é um folículo ou uma cápsula.

Nem o número cromossômico base, os constituintes químicos diversos, a distribuição de fungos parasíticos, nem as seqüências de DNA nuclear e de cloroplasto sustentam a delimitação tradicional em subfamílias baseadas no tipo de fruto. Esses caracteres não relativos ao fruto são a base de uma nova classificação, na qual Rosoideae é definida de modo

TABELA 9.3 Subfamílias de Rosaceae (Campbell et al. 2007)

	Rosoideae	Dryadoideae	Spiraeoideae
Gêneros/espécies	28/1.200–1.900	4/31	57/1.350
Número cromossômico básico	7 (8)	9	9, 17 (raramente 8, 15, 16)
Sorbitol	Ausente	Presente em traços	Presente em quantidades significativas
Glicosídeos cianogênicos	Ausentes	Presentes	Presentes
Flavonas	Ausentes	Presentes	Presentes
Ácido elágico	Presente	Ausente	Ausente
Folhas	Geralmente compostas	Simples (compostas em um gênero)	Simples (compostas em muitos gêneros)
Frutos	Aquênios, drupas; freqüentemente agregados	Aquênios ou agregados de aquênios	Folículos, aquênios, cápsulas ou pomos; agregados de aquênios ou de cápsulas
Fixação simbiótica de nitrogênio	Ausente	Presente	Ausente

mais restrito, Dryadoideae é reconhecida como subfamília e Spiraeoideae é expandida para incluir as tradicionais Amygdaloideae e Maloideae.

Os integrantes de Rosoideae mais restritamente definida são ervas ou arbustos geralmente com folhas compostas (uma potencial sinapomorfia) e um a muitos carpelos livres do hipanto; número cromossômico básico 7 (8 em um gênero); ausência de sorbitol, glicosídeos cianogênicos e flavonas; e presença ácido elágico. A subfamília contém cerca de 25 gêneros e 1.200-1.900 espécies. Três tribos são reconhecidas dentro de Rosoideae. Sanguisorbeae contém uma dúzia de gêneros de ervas pequenas, arbustos e árvores. Potentilleae apresenta cerca de 10 gêneros, sendo que os mais conhecidos são *Alchemilla* (250 spp.), *Fragaria* (15) e *Potentilla* (200-500). O maior gênero da terceira tribo, Colurieae, é *Geum* (40 spp.). Gêneros de Rosoideae não inclusos em tribos são *Rosa* (2.050 spp.) e *Rubus* (400-740). *Alchemilla, Potentilla, Rosa* e *Rubus* apresentam grandes desafios taxonômicos devido à ocorrência de eventos de hibridação, poliploidia e/ou agamospermia. A maioria das análises moleculares situa Rosoideae como o grupo-irmão das demais Rosaceae (Tabela 9.3), mas há também algum sustento para uma possível relação de grupos-irmãos entre Rosoideae e Dryadoideae.

A delimitação restrita de Rosoideae requer a remoção e a redefinição de três tribos – Dryadeae, Kerrieae e Sorbarieae – que diferem dessa subfamília no número cromossômico básico 9, constituintes químicos e seqüências de DNA. Dryadeae é elevada à categoria de subfamília, contendo quatro pequenos gêneros de plantas lenhosas que crescem principalmente no Oeste da América do Norte (um gênero também no leste na América do Norte e na Europa) e que são únicas na família por apresentarem a capacidade de fixar nitrogênio simbioticamente (ver "Distribuição e ecologia"). As outras duas tribos foram incluídas em Spiraeoidae. Kerrieae contém quatro pequenos gêneros, os mais conhecidos são os gêneros asiáticos *Kerria* e *Rhodotypos*, utilizados como plantas ornamentais. Kerrieae tem sido também situado em uma supertribo, Kerriodae, que também contém a tribo Osmaronieae. Esta última contém três gêneros que foram considerados relacionados às cerejeiras, devido a seu número cromossômico básico 8 e porque os dois gêneros de Osmaronieae produzem drupas. Sorbarieae contém *Adenostoma* (3 espécies do oeste da América do Norte), *Chamaebatiaria* (2 espécies do sudoeste dos Estados Unidos), *Sorbaria* (15 espécies asiáticas) e *Spiraeanthus*, um gênero monotípico, de distribuição restrita na Ásia. Outro gênero monotípico de distribuição restrita, *Lyonothamnus*, não está proximamente relacionado com nenhum outro grupo de Spiraeoideae. *Lyonothamnus floribundus* é nativo de três ilhas da costa do sul da Califórnia e apresenta folhas opostas, com aspecto de frondes de samambaia e outros caracteres incomuns em Rosaceae.

Spiraeoideae tradicionalmente também contém outras duas tribos, Neillieae e Spiraeeae, e tem sido consideravelmente expandida pelo acréscimo de integrantes antes incluídos nas subfamílias Amygdaloideae e Maloideae. Neillieae consiste em dois gêneros, *Neillia* (25 espécies asiáticas) e *Physocarpus* (15 espécies do Leste Asiático e da América do Norte). *Spiraea* (100 spp.), *Aruncus* (12) e cerca de cinco gêneros adicionais compõem a tribo Spiraeeae, que é monofilética com base em dados moleculares e apresenta como potencial sinapomorfia a perda das estípulas.

Amygdaleae (antes Amygdaloideae) tem tradicionalmente incluído um ou poucos gêneros com frutos drupáceos e número cromossômico básico 8. A tribo contém um gênero principal, *Prunus*, com cerca de 200 espécies, principalmente do Hemisfério Norte (Figura 9.76).

O último grupo em Spiraeoideae é a supertribo Pyrodae (Figura 9.77), incluindo a tradicional subfamília Maloideae (isto é, plantas com pomos) e quatro gêneros com frutos capsulares ou foliculares (*Kageneckia, Lindleya, Gillenia* e *Vauquelinia*). Os óvulos em Maloideae e nestes últimos quatro gêneros estão pareados e basalmente inseridos nos carpelos e são anátropos. Além disso, os fungos parasíticos do gênero *Gymnosporangium* afetam apenas plantas com pomos (isto

é, as tradicionais Maloideae) mais os gêneros *Gillenia* e *Vauquelinia*. Dentro de Pyrodae, a tribo Pyreae é constituída por um clado fortemente sustentado, constituído pelos gêneros *Kageneckia, Lindleya, Vauquelinia* e pelas tradicionais Maloideae, sendo que todos esses *taxa* são lenhosos e apresentam um número cromossômico básico 17 ($x = 15$ em *Vauquelinia*). As tradicionais Maloideae se tornam a subtribo Pyrinae, com cerca de 30 gêneros e 1.000 espécies.

Pyreae é notável pela importância que eventos de hibridação tiveram na sua evolução. O número cromossômico básico 17 sugere que a tribo pode ter se originado por meio de alopoliploidia, e estudos genéticos confirmam que os integrantes da tribo são alopoliplóides. Desde os anos 1930, uma hipótese bastante aceita sugeria que a subfamília tinha se originado a partir de um antigo evento de hibridação entre uma Amygdaloideae ($x = 8$) e uma Spiraeoideae ($x = 9$). Estudos recentes de GBSSI refutam essa hipótese e sugerem que os ancestrais da tribo podem estar proximamente relacionados com *Gillenia*, um gênero de plantas herbáceas do sudeste dos Estados Unidos com $x = 9$. Um evento de aneuploidia deve ser responsável pelo número cromossômico básico de Pyreae igual a 17 a partir de 18 cromossomos.

Hibridação intergenérica é relativamente freqüente em Pyreae, o que contribui para a incerteza quanto as delimitações dos gêneros da tribo. Existe a possibilidade de que eventos de fluxo gênico antigos sejam responsáveis pela falta de divergência evolutiva entre os gêneros que tem sido observada em muitos genes e em caracteres da anatomia da madeira. Essa falta de divergência é difícil de explicar, pois muitos dos gêneros (p. ex., *Amelanchier, Crataegus* e *Photinia*) são relativamente antigos, com fósseis de 48-50 milhões de anos. Hibridação interespecífica e agamospermia são freqüentes nos maiores gêneros, tais como *Crataegus* (265 spp.), *Cotoneaster* (260), *Sorbus* (258), *Malus* (55) e *Amelanchier* (33), fazendo com que a determinação específica seja freqüentemente difícil. Outros gêneros importantes são *Pyrus* (76) e *Photinia* (54).

As flores de Rosaceae não são especializadas, apresentando formas radiais, com corolas achatadas ou em forma de taça e primariamente adaptadas para polinizadores generalistas (Prancha 9.12C,D,E). As flores menores são visitadas por moscas e abelhas de língua curta, enquanto as flores maiores são polinizadas por abelhas de língua longa, vespas, borboletas, mariposas e coleópteros. Tem acontecido uma considerável diversificação das estratégias de dispersão de frutos e sementes, com adaptações para a dispersão pelo vento (sementes aladas, estiletes plumosos ou hipantos alados envolvendo as sementes), dispersão externa por animais (espinhos ou estiletes em forma de gancho na parte externa das unidades de dispersão) e por meio de ingestão (pequenos corpos oleosos para dispersão por formigas, frutos e/ou hipantos carnosos para consumo por aves, mamíferos e répteis).

Referências adicionais: Alice et al. 2001; Bortiri et al. 2001; Campbell et al. 1995; Eriksson et al. 2003; Kalk-man 2004; Lee and Wen. 2001; Phipps et al. 1990; Potter 2003; Robertson 1974; Robertson et al. 1991,1992; Rohrer et al. 1991,1994; Wolfe and Wehr 1988.

Rhamnaceae A. L. de Jussieu
(Família do joazeiro)

Árvores, arbustos, freqüentemente com espinhos, ou lianas com ou sem gavinhas, os ramos axilares um tanto divergentes lateralmente; às vezes com bactérias fixadoras de nitrogênio (*Frankia*) em nódulos radiculares; freqüentemente com taninos. Pêlos geralmente simples. *Folhas alternas e espiraladas,* ou menos freqüentemente opostas, simples, inteiras a serreadas, com evidente venação peninérvea ou palmada, as nervuras terciárias muitas vezes em disposição como escadas; *estípulas presentes,* às vezes espinhosas. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária; axilares ou terminais. *Flores* geralmente bissexuais, radiais, *pequenas, com hipanto discóide a cilíndrico.* Sépalas geralmente 4 ou 5, livres, valvadas. *Pétalas geralmente 4 ou 5, livres,* **em geral ± côncavas ou cuculadas e envolvendo uma antera na antese,** *geralmente ungüiculadas. Estames 4 ou 5, livres,* **opostos às pétalas; filetes adnatos na base das pétalas;** grãos de pólen tricolporados. Carpelos geralmente 2 ou 3, conatos; ovário súpero a ínfero, com placentação axial e geralmente 1 óvulo aderido na base de cada lóculo; estigmas geralmente ± capitados. Tecido secretor de néctar na superfície interna do hipanto. **Fruto drupa deiscente a indeiscente (neste último caso, ± esquizocárpico) com 1 a muitos caroços,** freqüentemente com uma borda conspícua sub-basal, raro um esquizocarpo samaróide; endosperma presente ou ausente (Figura 9.78).

Fórmula floral:

*, K4–5, C4–5, A4–5, $\underline{\underline{G(2–3)}}$; drupa, às vezes deiscente

Distribuição e ecologia: praticamente cosmopolita, mas especialmente diversa em regiões tropicais; característica de solos calcários. *Ceanothus* e alguns outros gêneros fixam nitrogênio.

Gêneros/espécies: 52/900. ***Principais gêneros:*** *Phylica* (150 spp.), *Rhamnus* (100), *Zizyphus* (100), *Ceanothus* (55) e *Gouania* (50). Gêneros dignos de nota que ocorrem nos Estados Unidos e no Canadá são *Adolphia, Berchemia, Ceanothus, Colubrina, Gouania, Krugiodendron, Reynosia, Rhamnus, Sageretia* e *Zizyphus.*

Importância econômica e produtos: frutos de *Zizyphus jujuba* (jujuba) e os pedicelos de *Hovenia dulcis* (uva-japonesa) são comestíveis. *Ceanothus, Colletia, Pomaderris, Rhamnus* e *Phylica* são ornamentais.

Discussão: a monofilia de Rhamnaceae é sustentada por caracteres morfológicos e seqüências de *rbcL* e *trnL-F* (Richardson et al. 2000b). A família deve ser proximamente relacionada à Rosaceae, como sugerido pela presença de hipanto bem desenvolvido com superfície interna secretora de néctar e folhas estipuladas. No entanto, seqüências de DNA sugerem uma relação mais próxima com Ulmaceae, Moraceae e *taxa* afins.

As relações infrafamiliares têm sido estudadas por Richardson et al (2000a,b); a delimitação genérica freqüentemente é

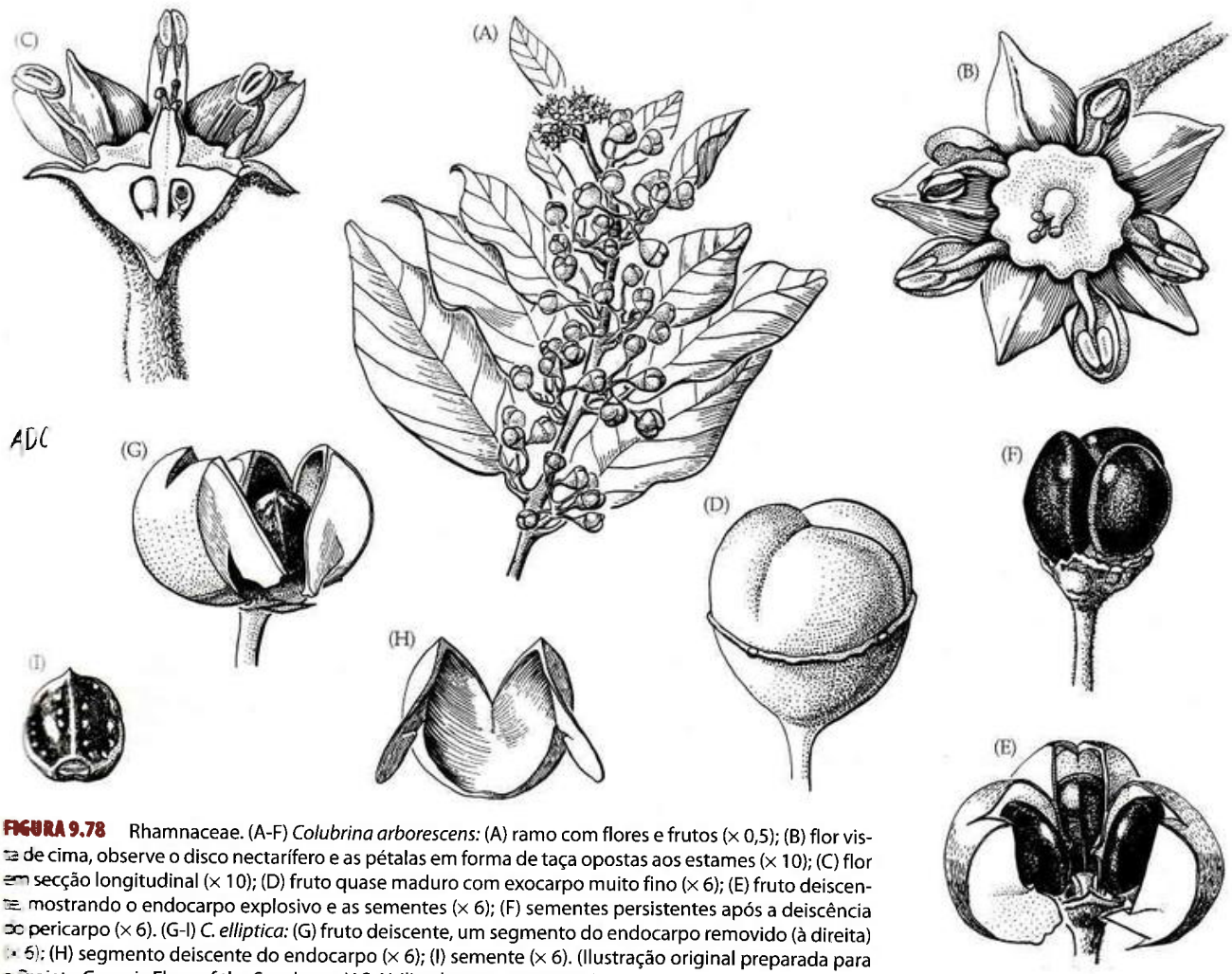


FIGURA 9.78 Rhamnaceae. (A-F) *Colubrina arborescens:* (A) ramo com flores e frutos (× 0,5); (B) flor vista de cima, observe o disco nectarífero e as pétalas em forma de taça opostas aos estames (× 10); (C) flor em secção longitudinal (× 10); (D) fruto quase maduro com exocarpo muito fino (× 6); (E) fruto deiscente, mostrando o endocarpo explosivo e as sementes (× 6); (F) sementes persistentes após a deiscência do pericarpo (× 6). (G-I) *C. elliptica:* (G) fruto deiscente, um segmento do endocarpo removido (à direita) (× 6); (H) segmento deiscente do endocarpo (× 6); (I) semente (× 6). (Ilustração original preparada para o Projeto Generic Flora of the Southeast U.S. Utilizada com permissão.)

difícil. É evidente a ocorrência de extensiva homoplasia quanto à posição do ovário, tipo de fruto e hábito. Rhamnaceae deve ser composta por alguns poucos clados bem sustentados, para os quais não se conhecem sinapomorfias morfológicas evidentes. Os principais clados são as ramnóides (p. ex., *Rhamnus, Krugiodendron, Berchemia* e *Reynosia*) e as zizifóides (p. ex., *Hovenia, Zizyphus, Ceanothus, Pomaderris, Phylica, Adolphia, Colubrina, Gouania* e *Colletia*). Muitas ramnóides apresentam ovários súperos e frutos drupáceos, enquanto as zizifóides geralmente apresentam ovários semi-ínferos a ínferos e frutos esquizocárpicos.

As flores geralmente inconspícuas são visitadas por moscas, abelhas, vespas e coleópteros, e podem ser alógamas ou autógamas. As sementes de gêneros com frutos carnosos, como *Rhamnus, Berchemia, Reynosia* e *Krugiodendron* geralmente são dispersas por aves e/ou mamíferos (Prancha 9.12J). Aqueles gêneros com drupas deiscentes e mais ou menos esquizocárpicas (p. ex., *Ceanothus* e *Colubrina*) tipicamente ejetam suas sementes. Os esquizocarpos samaróides de *Gouania* são dispersos pelo vento.

Referências adicionais: Brizicky 1964b; Medan and Schirarend 2004.

Ulmaceae Mirbel
(Família do olmo)

Árvores; crescendo a partir de um eixo central plagiotrópico, que secundariamente se torna ereto e com ramos laterais semelhantes, adquirindo assim aspecto espalhado; freqüentemente com taninos; presença de cistólitos; ausência de laticíferos. *Pêlos simples, freqüentemente com paredes celulares mineralizadas. Folhas alternas e dísticas, simples, serreadas uma ou duas vezes,* **com venação peninérvea, nervuras secundárias terminando nos dentes,** *lâmina com base assimétrica;* estípulas presentes. Inflorescências determinadas, formando fascículos, axilares. Flores bissexuais ou unissexuais (plantas monóicas, dióicas ou polígamas), radiais, *inconspícuas,* com hipanto. Tépalas 4-9, livres a conatas, geralmente imbricadas. Estames 4-9, opostos às tépalas; *filetes* livres, *eretos no botão;* **grãos de pólen 4 a 6-porados.** *Carpelos 2, conatos; ovário súpero, com placentação apical* e geralmente com 1

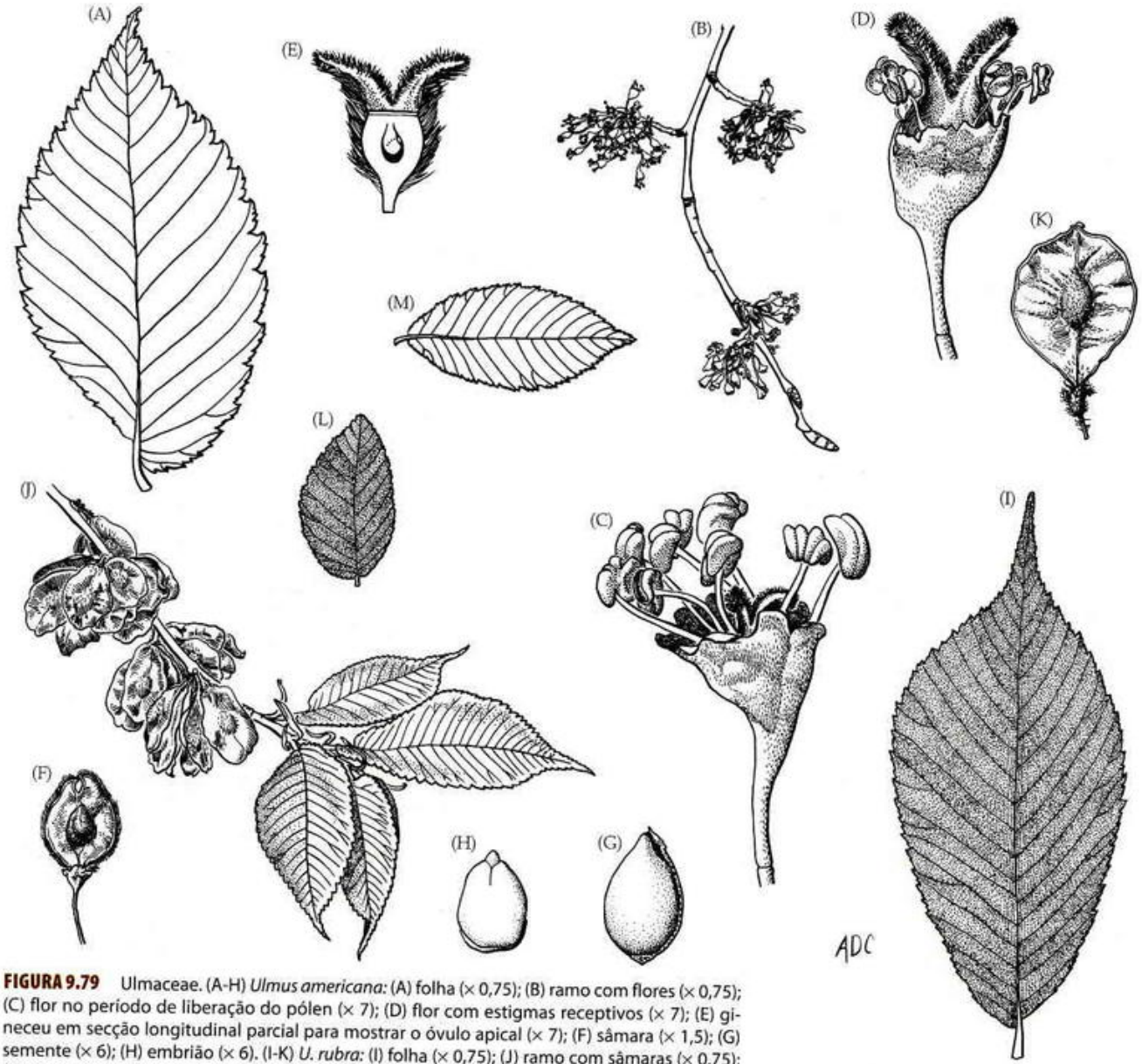


FIGURA 9.79 Ulmaceae. (A-H) *Ulmus americana:* (A) folha (× 0,75); (B) ramo com flores (× 0,75); (C) flor no período de liberação do pólen (× 7); (D) flor com estigmas receptivos (× 7); (E) gineceu em secção longitudinal parcial para mostrar o óvulo apical (× 7); (F) sâmara (× 1,5); (G) semente (× 6); (H) embrião (× 6). (I-K) *U. rubra:* (I) folha (× 0,75); (J) ramo com sâmaras (× 0,75); (K) sâmara (× 1,5). (L) *U. crassifolia:* folha (× 1,5); (M) *U. alata:* folha (× 0,75). (Fonte: Elias 1970, *J. Arnold Arbor.* 51: p. 22.)

lóculo; estigmas 2, estendendo-se ao longo da superfície adaxial dos estiletes. Um óvulo. **Fruto sâmara ou núcula; sementes achatadas;** *embrião reto;* **endosperma constituído por uma única camada de células e parecendo ausente** (Figura 9.79).

Fórmula floral: *, T4–9, A4–9, G(2); sâmara, noz

Distribuição: amplamente distribuída, porém mais diversa em regiões temperadas do Hemisfério Norte.

Gêneros/espécies: 6/40. ***Principal gênero:*** *Ulmus* (25 spp.). *Ulmus* e *Planera* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Ulmus* (olmo) e *Zelkova* fornecem madeira e importantes espécies ornamentais.

Discussão: Ulmaceae é monofilética com base em numerosas sinapomorfias morfológicas (Zavada e Kim 1996) e são facilmente distinguidas de Cannabaceae (especialmente *Celtis* e gêneros afins) pelas folhas com nervuras secundárias convergindo diretamente nos dentes (vs. nervuras

formando uma série de curvas); frutos secos, geralmente sâmaras (vs. frutos carnosos, isto é, drupas); pólen 4-6-porado com exina rugosa (vs. pólen 2-3-porado com exina lisa); presença de lignanos, sesquiterpenos e flavonóides (vs. quebrachitol e glicoflavonas); número cromossômico básico 14 (vs. 10, 11); flores bissexuais ou unissexuais (vs. flores consistentemente unissexuais); sementes achatadas com embrião reto (vs. sementes globosas com embrião curvo) e estiletes com três feixes vasculares (vs. com um único feixe vascular). Além disso, *Ulmus* apresenta plastídios com cristais de proteína, enquanto os plastídios de *Celtis* contêm amido. A monofilia de Ulmaceae também é sustentada por caracteres de DNA (Sytsma et al. 2002; Wiegrefe et al. 1998). Dentro de Ulmaceae, *Ulmus, Planera, Hemiptelea* e *Zelkova* devem constituir um clado sustentado com base na prefoliação incomum, em que a lâmina é dobrada e mantida em um dos lados do eixo caulinar.

Ampelocera e *Holoptelea* constituem grupos-irmãos dos demais gêneros. *Ulmus, Planera* e *Zelkova* formam um clado; todos eles apresentam ovários estipitados (Manchester e Tiffney 2001).

Dois clados principais são reconhecidos dentro de *Ulmus*: a secção *Oreoptelea*, que é diagnosticada pelos pedicelos longos e articulados e pelas sâmaras marginalmente ciliadas; e a secção *Ulmus*, que apresenta pedicelos curtos, em geral não claramente articulados, e sâmaras geralmente com as margens não-ciliadas. A monofilia desses dois grupos é fortemente sustentada por sítios de restrição de cpDNA (Wiegrefe et al. 1994).

As flores são reduzidas e polinizadas pelo vento. Os frutos alados da maioria das espécies são dispersos pelo vento. Os frutos nucóides e verrucosos de *Planera* são dispersos pela água.

Referências adicionais: Elias 1970; Grudzinskaja 1967; Manchester 1989; Omori and Terabayashi 1993; Terabayashi 1991; Todzia 1993; Ueda et al. 1997.

Cannabaceae Martynov
(Família da maconha)

Geralmente árvores ou arbustos, mas também ervas (*Cannabis*) ou lianas (*Humulus*); presença de cistólitos; *ausência de laticíferos* (mas com a presença de células semelhantes a laticíferos e com conteúdo escuro em *Cannabis* e *Humulus*). Pêlos simples, freqüentemente com paredes celulares mineralizadas, às vezes glandulosos e contendo substâncias aromáticas ou tetrahidrocanabinol. *Folhas alternas* (mas opostas em *Humulus* e opostas ou alternas em *Cannabis*), e *geralmente dísticas, simples* (mas palmado-lobadas em *Humulus* e compostas palmadas em *Cannabis*) *inteiras a serreadas, com venação intermediária entre peninérvea e palmada*, geralmente com três nervuras basais principais, *ou palmadas*, com muitas nervuras principais (*Humulus, Cannabis*), base da lâmina simétrica a assimétrica; *estípulas presentes*. Inflorescências determinadas, às vezes fasciculadas, racemosas ou reduzidas a uma flor solitária, axilares. *Flores unissexuais* (plantas monóicas ou dióicas), radiais, *inconspícuas*. Tépalas geralmente 4 ou 5, livres a ligeiramente conatas, imbricadas, reduzidas nas flores carpeladas de alguns cultivares de *Cannabis*. Estames 4 ou 5 e opostos às tépalas; filetes livres, ligeiramente adnatos ou livres das tépalas, retos ou curvos no botão; grãos de pólen 2-3 porados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero com placentação apical* e 1 lóculo; estigmas alongados e estendendo-se ao longo de um lado do estilete; às vezes divididos. Um óvulo. *Fruto drupa* (Prancha 9.12F), ou aquênio (em *Humulus, Cannabis*); sementes globosas; *embrião curvo;* endosperma em geral ± escasso (Figura 9.80).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T(4–5-), A4–5, G0

Flor carpelada: *, T(4–5-), A0, G(2); drupa

Distribuição: amplamente dispersa em regiões tropicais a temperadas.

Gêneros/espécies: 11/180. ***Principais gêneros:*** *Celtis* (100 spp.) e *Trema* (55). Esses gêneros mais *Humulus* e *Cannabis* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Celtis* fornece madeira e espécies ornamentais. Os frutos são ocasionalmente consumidos. *Cannabis* é fonte de fibra *(hemp)* e de drogas psicotrópicas (maconha, haxixe). *Humulus* (lúpulo) é utilizado como aromatizante da cerveja (fornecendo óleos essenciais amargos).

Discussão: *Celtis, Trema* e outros *taxa* lenhosos de Cannabaceae foram outrora incluídos em Ulmaceae (como a subfamília Celtidoideae); ver discussão em Ulmaceae e em Rosales para uma listagem dos caracteres que as diferenciam. Algumas espécies de *Aphananthe* apresentam nervuras secundárias terminando nos dentes foliares (como em Ulmaceae); os demais caracteres desse gênero, no entanto, são típicos de Cannabaceae, e seu tipo de venação aparentemente evoluiu de modo independente daquele de Ulmaceae. O gênero não é um "elo" entre Cannabaceae e Ulmaceae. A localização filogenética de *Cannabis* e *Humulus* tem sido controversa, e Cannabaceae tem sido freqüentemente restrita a esses dois gêneros (Cronquist 1981). No entanto, estudos moleculares os situam claramente dentro do clado contendo *Celtis, Trema* e *taxa* afins (Song et al. 2001; Sytsma et al. 2002). Assim, o clado antes denominado Celtidaceae (ou Ulmaceae subfamília Celtidoideae) agora deve ser chamado Cannabaceae s.l. (porque *Cannabis* e *Humulus* estão dentro dele). *Cannabis* e *Humulus* se distinguem de *Celtis* e *taxa* afins pelo hábito herbáceo, pelas folhas com as nervuras secundárias correndo diretamente para os dentes e pela presença de dioicia.

As flores de Cannabaceae são inconspícuas e polinizadas pelo vento. Os frutos drupáceos e coloridos da maioria das espécies apresentam uma polpa doce que atrai as aves dispersoras. As sinapomorfias morfológicas para esse grupo são incertas.

Referências adicionais: Elias 1970; Grudzinskaja 1967; Omori and Terabayashi 1993; Terabayashi 1991; Ueda et al. 1997.

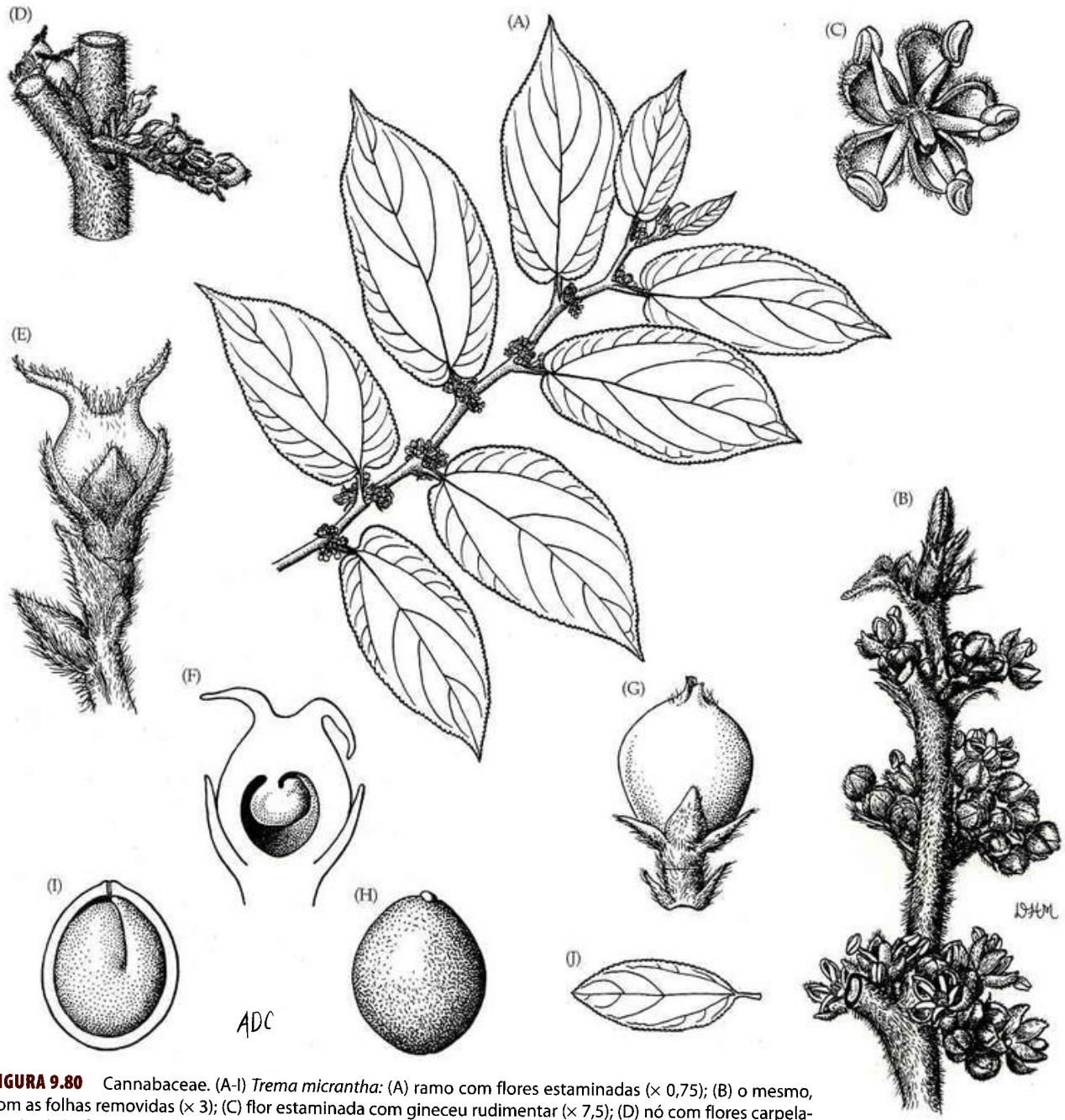


FIGURA 9.80 Cannabaceae. (A-I) *Trema micrantha:* (A) ramo com flores estaminadas (× 0,75); (B) o mesmo, com as folhas removidas (× 3); (C) flor estaminada com gineceu rudimentar (× 7,5); (D) nó com flores carpeladas (× 3); (E) flor carpelada (× 15); (F) o mesmo em secção longitudinal, mostrando o óvulo solitário (× 15); (G) drupa (× 7,5); (H) semente (× 15); (I) semente em secção longitudinal parcial para mostrar o embrião (× 15). (J) *T. lamarckiana:* folha (× 0,75). (Fonte: Elias 1970, *J. Arnold Arbor.* 51: p. 38.)

Moraceae Gaudich.
(Família das figueiras)

Árvores, arbustos, lianas ou, raramente, ervas; **com laticíferos e látex leitoso distribuídos em todos os tecidos parenquimatosos;** presença de cistólitos, em geral globosos; muitas vezes com taninos. Pêlos freqüentemente simples e com paredes celulares mineralizadas. *Folhas alternas, com freqüência dísticas, mas às vezes espiraladas ou opostas, geralmente simples,* às vezes lobadas, *inteiras a serreadas, com venação peninérvea a palmada,* lâmina às vezes com base cordada ou assimétrica; *estípulas geralmente presentes,* pequenas a expandidas e deixando uma cicatriz circular no ramo. *Inflorescências determinadas, mas às vezes parecendo indeterminadas,* axilares, *flores geralmente congestas e eixo da inflorescência com freqüência engrossado e variadamente modificado. Flores unissexuais* (plantas monóicas), geralmente radiais, inconspícuas. Tépalas (0-) 4 ou 5 (-8), livres ou conatas, imbricadas ou valvadas, freqüentemente tornando-se carnosas e associadas com os frutos maduros. *Estames geralmente 1-5, opostos às tépalas; filetes* livres,

retos a curvados no botão; anteras 2 ou 1-loculares; grãos de pólen 2-4 a poliporados. *Carpelos 2, conatos, às vezes 1 carpelo reduzido;* ovário geralmente súpero, *com placentação apical* e geralmente com 1 lóculo; estigmas 2, estendendo-se ao longo da superfície adaxial do estilete, até capitado. Óvulo 1, anátropo a campilótropo. *Fruto drupa, drupa deiscente ou aquênios muito próximos formando frutos múltiplos; embrião curvo ou menos freqüentemente reto;* endosperma com freqüência ausente (Figura 9.81).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T(4–5), A1–5, G0

Flor carpelada: *, T(4–5), A0, G(2); drupa; aquênio

Distribuição: amplamente dispersa em regiões tropicais a temperadas.

Gêneros/espécies: 53/1.500. ***Principais gêneros:*** *Ficus* (800 spp.) e *Dorstenia* (110). A família está representada nos Estados Unidos e/ou no Canadá por *Broussonetia, Fatoua, Ficus, Maclura* e *Morus.*

Importância econômica e produtos: importantes frutos comestíveis provêm de espécies de *Ficus* (figueiras; Prancha 9.12G), *Morus* (amoras), *Arctocarpus* (jaca) e *Brosimum.* Muitos gêneros fornecem madeira. As folhas de algumas espécies de *Morus* são utilizadas como alimento para o bicho-da-seda. Finalmente, os gêneros *Ficus, Maclura* e *Dorstenia* (carapiã) fornecem muitas espécies ornamentais.

Discussão: Moraceae é aqui circunscrita de modo restrito, incluindo espécies lenhosas com látex branco e leitoso conspícuo distribuído por toda a planta, gineceus geralmente com dois carpelos evidentes, óvulos mais ou menos apicais e embriões geralmente curvos. *Cecropia* e gêneros afins são morfologicamente intermediários entre Moraceae e Urticaceae e são importantes nos primeiros estágios sucessionais em regiões tropicais. Esses dois gêneros foram excluídos de Moraceae e hoje são inseridos em Urticaceae, o que é sustentado pelos laticíferos restritos à casca, pelos gineceus pseudomonômeros, pelo óvulos basais, pelos embriões retos e pelas seqüências de cpDNA (ver Figura 9.78). Moraceae, como aqui circunscrita, é considerada monofilética com base em seqüências de *rbcL* e *ndhF* (Sytsma et al. 2002; Datwyler e Weiblen 2004). Não se conhecem com certeza sinapomorfias morfológicas para o grupo, embora a presença de látex em todas as partes da planta possa ser considerada sinapomórfica.

A redução do gineceu ocorreu em vários clados. É freqüente que os dois estiletes sejam ligeira ou fortemente desiguais em *Artocarpus, Dorstenia, Ficus* e *Fatoua.* A perda completa de um dos estiletes provavelmente aconteceu no ancestral do clado das Urticaceae.

Ficus apresenta uma grande diversidade de formas de crescimento. Algumas espécies nascem como epífitas, mas se enraízam no chão e acabam estrangulando a árvore hospedeira. Outras espécies apresentam hábito espalhado, com numerosas raízes adventícias sustentando o caule e os grandes ramos horizontais.

As diminutas flores de Moraceae são freqüentemente polinizadas pelo vento, como em *Morus* e *Broussonetia.* As flores de *Ficus,* em contraste, são polinizadas por vespas que entram nos sicônios para ovipor nas flores carpeladas. As larvas das vespas se alimentam de tecido ovariano de flores especializadas. O desenvolvimento das larvas é sincronizado com o das flores estaminadas, que abrem quando vespas machos e fêmeas emergem das pupas. As vespas copulam dentro do figo e as fêmeas, carregando pólen, abandonam a inflorescência e repetem o ciclo reprodutivo. À medida que a inflorescência continua seu desenvolvimento, os aquênios são envolvidos pelo eixo carnoso da inflorescência. Aparentemente, a evolução das figueiras está bem relacionada com a evolução das vespas polinizadoras (Weiblen 2000).

Moraceae apresenta uma grande diversidade de inflorescências e infrutescências, embora todas baseadas em inflorescências cimosas e em frutos múltiplos, respectivamente. Em *Ficus,* as diminutas flores são ocultas por um eixo de inflorescência profundo e em forma de taça e, posteriormente, os aquênios são envolvidos por tecido carnoso e colorido (sicônio). Em *Brosimum,* o eixo da inflorescência também apresenta formato de taça, mas as flores estaminadas estão densamente agrupadas na face externa, e a região interna (no centro) da inflorescência é ocupada por uma única flor carpelada. A inflorescência de *Dorstenia* é discóide e aberta. Em contraste, os eixos das inflorescências de *Arctocarpus, Maclura* e *Morus* são freqüentemente alongados e cobertos por flores densamente agrupadas. As drupas de *Arctocarpus* são densamente agregadas. As maciças infrutescências de *Arctocarpus* podem pesar até 40 kg, e como aquelas de *Morus,* estão associadas com tépalas persistentes acrescentes e carnosas. Os aquênios de *Maclura* também são agregados e também estão associados com tépalas persistentes e carnosas. Radiações adaptativas envolvendo mudanças na estrutura dos frutos múltiplos relacionadas com mudanças de tipos de vertebrados dispersores (aves ou mamíferos) parecem ser características dos integrantes lenhosos e mais ou menos tropicais da família. Os caroços de *Dorstenia* são ejetados das infrutescências; os frutos são drupas explosivas!

Referências adicionais: Bechtel 1921; Berg 1978; Faegri and van der Pijl 1980; Humphries and Blackmore 1989; Proctor andYeo 1972; Rohwer 1993b.

Urticaceae A. L. de Jussieu
(Família da urtiga)

Árvores, arbustos, ervas ou lianas; com laticíferos restritos à casca e produzindo látex leitoso ou com laticíferos reduzidos e produzindo seiva translúcida e mucilaginosa; **cistólitos** presentes, **± alongados,** mas perdidos em alguns *taxa;* às vezes com taninos. Pêlos freqüentemente simples e com paredes celulares mineralizadas, às vezes urticantes. *Folhas alternas e espiraladas ou dísticas, ou opostas, geralmente simples, às vezes lobadas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea a palmada,* lâmina às vezes com base cordada ou assimétrica; *estípulas geralmente presentes. Inflorescências determinadas,* axilares, com *flores freqüentemente congestas,* às vezes reduzidas a uma flor solitária. *Flores unissexuais* (plantas monóicas a dióicas), geralmente radiais, *inconspícuas. Tépalas* (2-) 4 (-6), livres a conatas, imbricadas ou valvadas. *Estames geralmente 2-5, opostos às tépalas, filetes livres,* **curvados no botão,** *e com freqüência elasticamente reflexos na antese,* mas retos em *Cecropia* e *taxa*

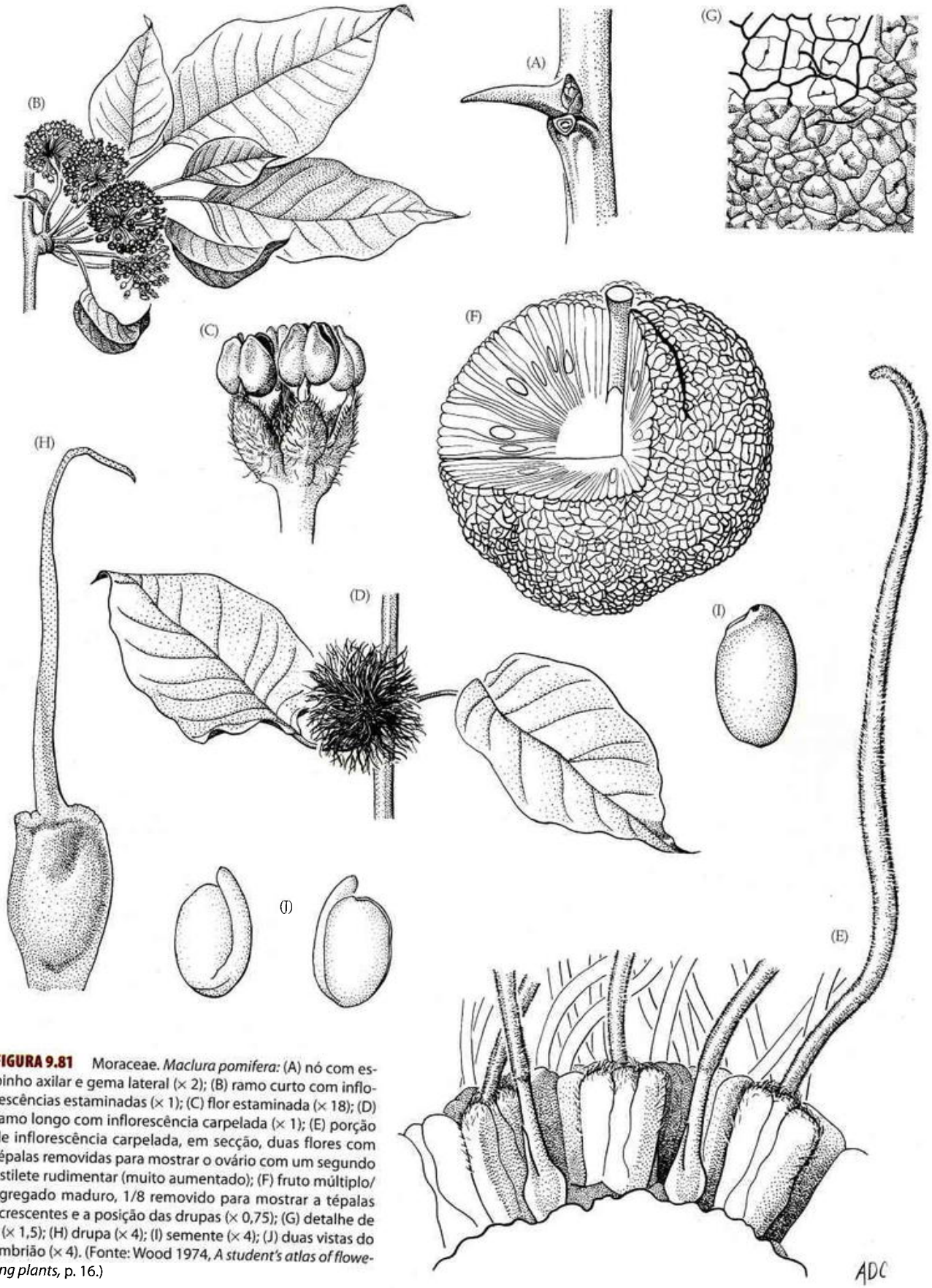


FIGURA 9.81 Moraceae. *Maclura pomifera:* (A) nó com espinho axilar e gema lateral (× 2); (B) ramo curto com inflorescências estaminadas (× 1); (C) flor estaminada (× 18); (D) ramo longo com inflorescência carpelada (× 1); (E) porção de inflorescência carpelada, em secção, duas flores com tépalas removidas para mostrar o ovário com um segundo estilete rudimentar (muito aumentado); (F) fruto múltiplo/agregado maduro, 1/8 removido para mostrar a tépalas acrescentes e a posição das drupas (× 0,75); (G) detalhe de F (× 1,5); (H) drupa (× 4); (I) semente (× 4); (J) duas vistas do embrião (× 4). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants,* p. 16.)

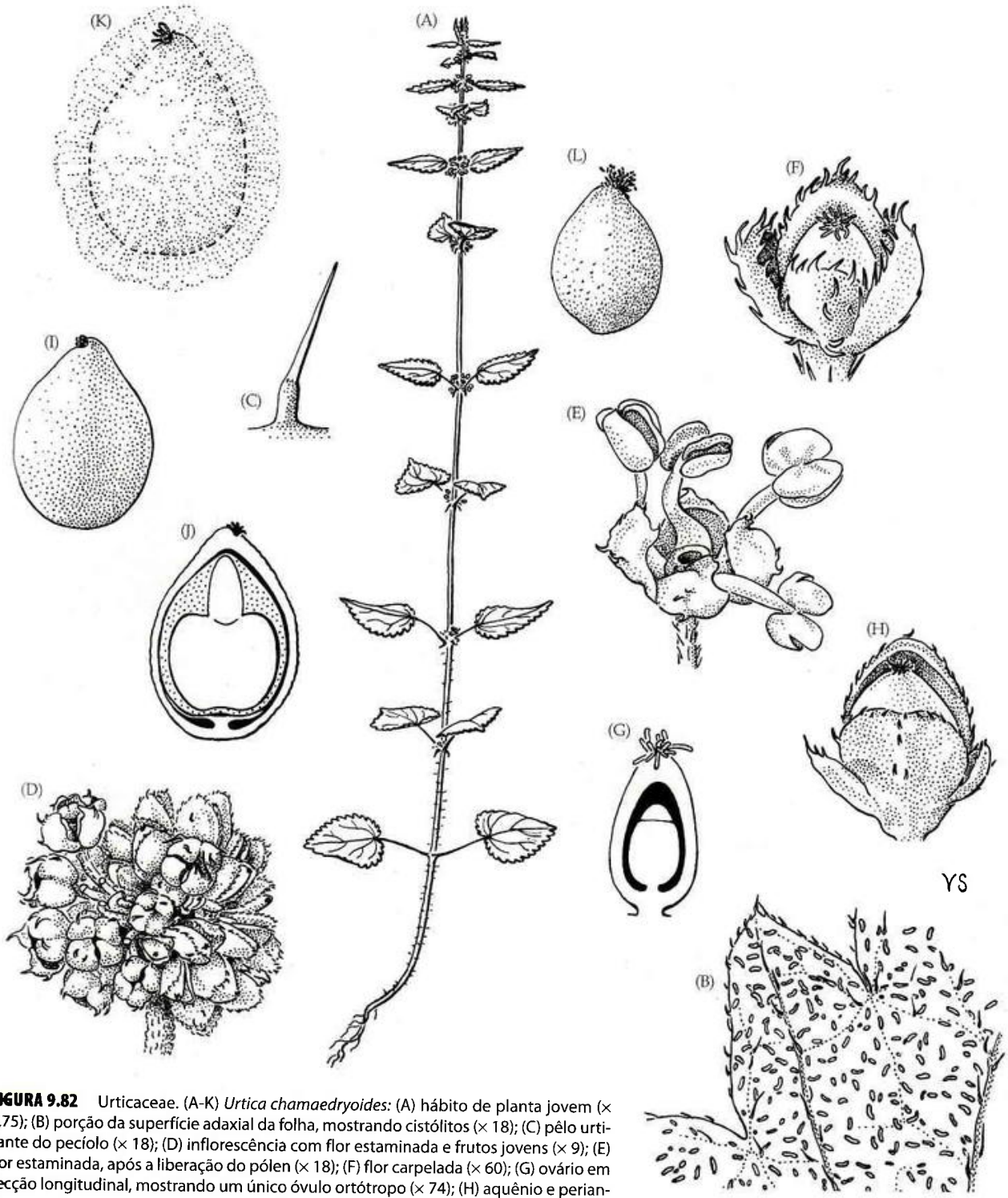


FIGURA 9.82 Urticaceae. (A-K) *Urtica chamaedryoides:* (A) hábito de planta jovem (× 0,75); (B) porção da superfície adaxial da folha, mostrando cistólitos (× 18); (C) pêlo urticante do pecíolo (× 18); (D) inflorescência com flor estaminada e frutos jovens (× 9); (E) flor estaminada, após a liberação do pólen (× 18); (F) flor carpelada (× 60); (G) ovário em secção longitudinal, mostrando um único óvulo ortótropo (× 74); (H) aquênio e perianto acrescente (× 22); (I) aquênio (× 30); (J) aquênio em secção longitudinal, mostrando embrião e endosperma (pontilhado) (× 30); (K) aquênio úmido, halo mucilaginoso, pontilhado (× 30). (L) *U. dioica:* aquênio (× 30). (Fonte: Miller 1971, *J. Arnold Arbor.* 52: p. 48.)

afins; anteras 2-loculares, grãos de pólen, 2 ou 3 a poliporados. **Carpelos aparentemente 1, mas na verdade 2, e um deles muito reduzido (pseudomonômero);** ovário súpero, **com placentação basal** e 1 lóculo; estigma 1, estendendo-se ao longo da face adaxial do estilete, a capitado ou pontuado. Óvulo 1, ortótropo. *Fruto aquênio ou drupa diminuta, às vezes em fruto múltiplo, embrião reto;* endosperma às vezes ausente (Figura 9.82).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T(4), A4–5, G0

Flor carpelada: *, T(4), A0, G(1); drupa; aquênio

Distribuição: amplamente dispersa, de regiões tropicais a temperadas.

Gêneros/espécies: 54/1.160. ***Principais gêneros:*** *Pilea* (400 spp.), *Elatostema* (200), *Boehmeria* (80) e *Cecropia* (75). A família está representada nos Estados Unidos e/ou no Canadá por *Boehmeria, Hesperocnide, Laportea, Parietaria* e *Pilea.*

Importância econômica e produtos: são extraídas fibras de *Boehmeria nivea* (rami) e *Urtica dioica* (urtiga). *Pilea* e *Soleirolia* fornecem importantes plantas ornamentais.

Discussão: Urticaceae é monofilética (Sytsma et al. 2002) e é aqui circunscrita de modo amplo, incluindo espécies herbáceas a lenhosas com cistólitos mais ou menos alongados, laticíferos restritos à casca ou muito reduzidos e produzindo seiva translúcida e mucilaginosa; gineceus pseudomonômeros com óvulos mais ou menos basais, estames curvos e embriões retos. Cecropiaceae (*Cecropia, Coussapoa, Poikilospermum* e *taxa* afins; ver Berg 1978; Cronquist 1981) é polifilética e formada por pelo menos duas linhagens inseridas dentro de Urticaceae (Sytsma et al. 2002). A relação desses *taxa* com Urticaceae s.s. (nessa delimitação, um grupo principalmente herbáceo) tem sido aparente de longa data (Judd et al. 1994; Humphries e Blackmore 1989) e são aqui incluídos em uma Urticaceae expandida. A família também apresenta uma anatomia da madeira característica (Berg 1977, 1989; Friis 1989, 1993). Os cistólitos foram perdidos em *Cecropia* e *taxa* afins e suas flores apresentam estames retos (uma possível reversão da condição curvada).

A presença de feixes vasculares abortivos nos gineceus de *Laportea* e *Urtica* sugere que o ovário unicarpelar deriva do aborto de um segundo carpelo. Do mesmo modo, o óvulo basal de Urticaceae aparentemente deriva de um óvulo apical, como em Moraceae. Em *Boehmeria cylindrica*, o feixe vascular que nutre o óvulo ascende pela parede do ovário por uma distância curta e retrocede para acessar o óvulo na base do ovário, o que sugere uma mudança de placentação apical para basal no ancestral comum de Urticaceae (ver Figura 9.78).

Característicos pêlos urticantes ocorrem em gêneros como *Urtica, Laportea* e *Urera*. Cada pêlo consiste em uma única célula alongada e estreita em formato de agulha, cuja base é expandida e está envolvida por uma excrescência multicelular. O ápice do pêlo é fechado por um pequeno bulbo que se quebra facilmente, produzindo uma ponta extremamente aguda. Em contato com a pele humana, os pêlos perfuram a sua superfície, e a compressão na base dos pêlos força a saída do fluido contendo histaminas e acetilcolinas em direção ao ferimento. O processo resulta em vermelhidão e coceira dolorida, com sensação de queimadura.

As diminutas flores de Urticaceae são polinizadas pelo vento (Prancha 9.12B). Em muitas espécies, os estames inflexos se estendem elasticamente na antese, fazendo com que o pólen seja liberado em jatos repentinos. Isso facilita o deslocamento do pólen através de correntes de ar, mesmo em espécies que habitam o sub-bosque de florestas.

Os aquênios de Urticaceae estão freqüentemente associados com tépalas secas a carnosas. Os frutos podem ser ingeridos por aves ou podem ser transportados externamente em pêlos ou penas, pelo vento ou por meio de dispersão balística.

Referências adicionais: Bechtel 1921; Bonsen and ter Welle 1983; Miller 1970,1971b; Woodland 1989.

Cucurbitales

Está claro que Cucurbitaceae, Begoniaceae e Datiscaceae estão proximamente relacionados e partilham apomorfias tais como caules com feixes vasculares separados, ovário ínfero, placentação parietal (freqüentemente com placentas marcadamente intrusivas), estigmas geralmente bifurcados, flores unissexuais, o característico tipo de dente foliar cucurbitóide e a presença de cuburbitacinas (triterpenos oxidados). Análises serológicas e de seqüências de DNA também sustentam a monofilia do grupo, contendo as três famílias citadas mais outras quatro famílias pequenas (APG 2003; Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; Savolainen et al. 2000b, Soltis et al. 2000). Este clado é aqui reconhecido como a ordem Cucurbitales.

Cucurbitaceae A. L. de Jussieu
(Família da abóbora)

Plantas herbáceas ou lianas sublenhosas, **em geral com gavinhas espiraladas e muitas vezes ramificadas, dispostas ± lateralmente nos nós** (possivelmente ramos modificados); feixes vasculares geralmente bicolaterais, com freqüência em dois anéis concêntricos; geralmente com presença de alcalóides e de saponinas triterpenóides amargas, tetra ou pentacíclicas. Pêlos simples, com paredes calcificadas e um cistólito na base. *Folhas alternas e espiraladas, geralmente simples, freqüentemente palmado-lobadas, ± serreadas, dentes cucurbitóides (com muitas nervuras convergindo no dente e terminando em um ápice glandular expandido e ± translúcido) com venação palmada;* **estípulas ausentes.** Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor terminal, axilares. *Flores geralmente unissexuais (plantas monóicas ou dióicas),* geralmente radiais, **geralmente com hipanto curto a alongado,** com freqüência abrindo apenas por um dia. *Sépalas geralmente 5,* em geral conatas, às vezes reduzidas. **Pétalas** *geralmente 5,* **conatas,** *campanuladas, com um tubo estreito e lobos expandidos no ápice, ou quase planas, brancas, amarelas a alaranjadas ou vermelhas,* os lobos valvados ou dobrados para dentro. **Estames** 3-5, adnatos ao hipanto, **diversamente conatos e modificados,** *geralmente parecendo ser 3 (ou até parecendo estame solitário devido à completa conação dos filetes e modificação das anteras); filetes diversamente conatos, anteras uniloculares, com freqüência parecendo 2-loculares ou pluriloculares (devido à conação),* **lóculos geralmente curvos a convolutos;** grãos

(A)

Cucurbitales: Cucurbitaceae
Cucumis melo: liana com flores e frutos

(B)

Fagales: Betulaceae
Betula papyrifera: casca (à esquerda); ramo com amentos estaminados e carpelados (acima)

(C)

Q. virginiana: hábito

Q. velutina: amentos estaminados

Fagales: Fagaceae
Quercus virginiana: bolotas

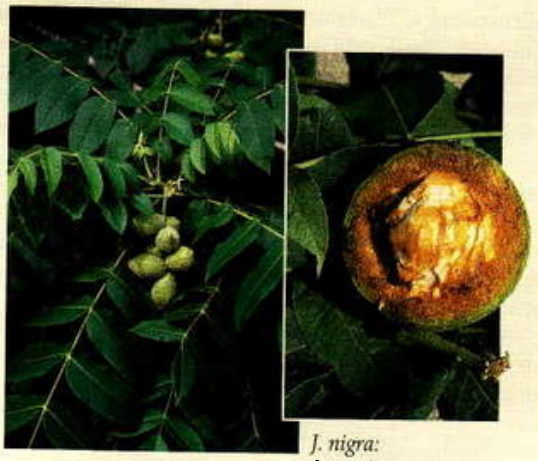
(D)

Cucurbitales: Cucurbitaceae
Cucurbita pepo: gineceu (à esquerda); androceu (à direita)

(E)

Cucurbitales: Begoniaceae
Begonia sp. 'Baby Wing Pink': flores estaminadas e carpeladas

(F)



Fagales: Juglandaceae
Juglans cordiformis: ramo com frutos

J. nigra: fruto dissecado

PRANCHA 9.13 Eudicotiledôneas: Cucurbitales e Fagales

de pólen diversos, com 3 ou mais sulcos e/ou poros. *Carpelos geralmente 3, conatos; ovário semi-ínfero a ínfero, com placentação parietal,* as placentas expandidas e intrusivas; estigmas geralmente 3, bilobados. Óvulos geralmente numerosos por placenta. Nectários diversos. *Fruto baga, a casca freqüentemente coriácea a dura (então do tipo pepônio),* ocasionalmente cápsula diversamente deiscente, carnosa a seca; **sementes achatadas, testa com muitas camadas,** a mais externa às vezes carnosa; endosperma escasso ou ausente (Figura 9.83; ver também Figura 4.47D).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, K(5), C(5), A(5), G0

Flor carpelada: *, K5, C5, A0, G(3); baga, cápsula

Distribuição: amplamente distribuída nos trópicos e subtrópicos, com poucas espécies ocorrendo em regiões temperadas.

Gêneros/espécies: 118/825. ***Principais gêneros:*** *Cayaponia* (60 spp.), *Momordica* (45), *Gurania* (40) e *Sicyos* (40). Gêneros de interesse que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Cayaponia, Cucumis, Cucurbita, Cyclanthera, Echinocystis, Ibervillea, Marah, Melothria, Momordica* e *Sicyos.*

Importância econômica e produtos: a família apresenta grande importância econômica, pois é fonte de muitos frutos e sementes comestíveis, por exemplo, *Cucurbita* (abóboras), *Cucumis* (Prancha 9.13A; melões), *Citrullus* (melancia), *Benincasa* e *Sechium* (chuchu). Os frutos secos de *Lagenaria* são utilizados como vasilhas e os frutos secos de *Luffa* (bucha) são utilizados como esponja vegetal. Alguns, como os frutos de espécies de *Momordica,* são utilizados na medicina.

Discussão: Cucurbitaceae é monofilética e facilmente reconhecida. Duas subfamílias são reconhecidas (Jeffrey 1967, 1980, 1990a,b). "Zanonioideae", um grupo pequeno caracterizado pela presença de estiletes separados, contém numerosos caracteres plesiomórficos e deve ser parafilético. A monofilia de Cucurbitoideae é sustentada pela presença de estiletes completamente conatos e seqüências de nrITS (Jobst et al. 1998). Esse grupo é dividido em muitas tribos, com base em caracteres como posição e número de óvulos, ornamentação do grão de pólen, formato do hipanto, forma do fruto e características do androceu.

As flores de Cucurbitaceae são vistosas e atraem diversos insetos, aves e morcegos. Pólen e néctar são as recompensas florais. A presença de flores unissexuais ou de dioicia promove a polinização cruzada. Androceu e gineceu são muito modificados e superficialmente semelhantes, com o androceu de coloração e aspecto semelhante aos estiletes e estigmas. Assim, os insetos acabam visitando flores carpeladas e estaminadas (Prancha 9.13D). As bagas da maioria das Cucurbitaceae são dispersas por animais. As cápsulas de *Echinocystis* apresentam deiscência explosiva; em *Momordica* as cápsulas abrem, expondo sementes coloridas e carnosas que são dispersas por aves.

Referências adicionais: Chakravarty 1958; Robinson and Decker-Walters 1997.

Begoniaceae C. A. Agardh
(Família das begônias)

Ervas ou arbustos sublenhosos, *com nós articulados;* presença de taninos, com grandes células de acúmulo de água na hipoderme foliar. Pêlos simples, freqüentemente com um cistólito na base. *Folhas alternas e* **dísticas,** *simples,* às vezes palmadas ou palmado-lobadas, em geral ± *serreadas, com dentes semelhantes aos de Cucurbitaceae, com venação palmada,* **geralmente assimétricas;** *presença de estípulas, com freqüência grandes e persistentes.* Inflorescências determinadas, axilares. *Flores unissexuais (plantas monóicas),* radiais. **Perianto de tépalas petalóides,** 2-10, mas geralmente 4 (em 2 verticilos) nas flores estaminadas e 5 (em um verticilo único) nas flores carpeladas, livres, imbricadas ou valvadas, em geral as dos verticilos externos e internos ± diferenciadas. *Estames 4 a numerosos,* filetes livres ou basalmente conatos; conectivo expandido; grãos de pólen tricolporados. *Carpelos geralmente 3, conatos; ovário* ± *ínfero* **com placentação axial e as placentas expandidas,** variadamente divididas (derivando de placentas parietais intrusivas, condição retida em alguns poucos *taxa*), *geralmente com 3 asas proeminentes; estigmas 3 ou 6,* **alongados, retorcidos, amarelos e fortemente papilosos.** Óvulos numerosos por lóculo. Nectários ausentes. *Fruto cápsula alada e loculicida,* ocasionalmente baga. Sementes diminutas, providas de um anel de células alongadas na testa que se quebram, formando um capuz (semente operculada); endosperma escasso ou ausente.

Fórmula floral:

Flor estaminada: * ou X, K2, C2, A∞, G0

Flor carpelada: * ou X, T–5 –, A∞, G(3), cápsula

Distribuição: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais (exceto Austrália), e especialmente característica em sub-bosque úmido de florestas.

Gêneros/espécies: 2/920. ***Principal gênero:*** *Begonia* (919 spp.). *Begonia* ocorre nos Estados Unidos (naturalizada). *Hillebrandia* é endêmica do Havaí.

Importância econômica e produtos: a família contém numerosas espécies e híbridos que são comercialmente importantes, pois são cultivados como plantas ornamentais, devido a suas flores e folhagens (Prancha 9.13E).

Discussão: Begoniaceae é bastante homogênea e quase todas as espécies da família pertencem ao grande gênero *Begonia.* A monofilia do grupo é sustentada por muitos caracteres morfológicos. *Hillebrandia sandwichensis* é o grupo-irmão das demais espécies da família, que constitui o grande e diverso gênero *Begonia,* um clado caracterizado pela presença de ovário alado (Clement et al. 2004; Forrest et al. 2005; Plana 2003; Swensen et al. 2001). O reconhecimento de *Symbegonia* torna *Begonia* parafilético.

FIGURA 9.83 Cucurbitaceae. *Echinocystis lobata*: (A) ramo apresentando folha, flores, fruto e gavinha (× 1); (B) flor estaminada (× 5); (C) androceu (três estames) (× 15); (D) flor carpelada (× 5); (E) ovário em secção longitudinal, na posição mostrada em F (× 10); (F) ovário em secção transversal, observe os óvulos embebidos nas placentas parietais fusionadas (× 10); (G) fruto maduro após a deiscência (× 1); (H) semente (× 8); (I) embrião, um cotilédone removido (× 8). (Fonte: Wood 1974, *A student´s atlas of flowering plants*, p. 111.)

As vistosas flores estaminadas são visitadas por abelhas à procura de pólen. Os estigmas amarelos, brilhantes e retorcidos das flores carpeladas mimetizam as anteras de flores estaminadas e atraem também as abelhas (o que resulta na polinização por engodo; ver Proctor et al. 1996). As diminutas sementes são presumivelmente dispersas pelo vento e/ou pela água, e as asas do fruto devem auxiliar na dispersão das sementes quando o fruto é chacoalhado pelo vento. As cimas produzem mais flores estaminadas do que carpeladas e as flores estaminadas abrem antes, promovendo a polinização cruzada. A reprodução vegetativa é comum, com plântulas desenvolvendo-se a partir de pequenas túberas que às vezes ocorrem nas axilas foliares ou de gemas adventícias formadas a partir de folhas caídas.

Referências adicionais: de Lange and Bouman 1992; Smith and Wasshausen 1986.

Fagales

Fagales é considerada monofilética com base nas suas flores unissexuais com tépalas muito reduzidas ou ausentes, ovário geralmente ínfero com um ou dois óvulos por lóculo providos com um único tegumento, tubo polínico acessando o óvulo através da calaza, ausência de nectários e frutos deiscentes 1-seminados. As plantas desta ordem são árvores ou arbustos com taninos, folhas alternas e providas de estípulas, flores tipicamente polinizadas pelo vento, agregadas em amentos e sementes com escasso ou nenhum endosperma. Geralmente apresentam pêlos glandulosos e/ou estrelados.

A monofilia de Fagales é sustentada por sítios de restrição de DNA de cloroplasto e seqüências de *rbcL, atpB, matK* e 18S (Chase et al. 1993; Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; Manos et al. 1993; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 2000), bem como por caracteres morfológicos (Hufford 1992). A ordem consiste em 8 famílias e cerca de 1.115 espécies; as principais famílias são **Fagaceae**, Nothofagaceae, **Betulaceae**, **Casuarinaceae**, **Myricaceae** e **Juglandaceae**. Fagales não tem relação próxima com Hamamelidaceae, Platanaceae ou outras tricolpadas "basais", e Hamamelidae (na sua definição tradicional; ver Cronquist 1981, 1988; Stern 1973) é polifilética (Chase et al. 1993; Hufford 1992; Manos et al. 1993; Meurer-Grimes 1995).

Ainda não está claro se Fagaceae, ou mais provavelmente Nothofagaceae, é o grupo-irmão das restantes famílias da ordem (Hufford 1992; Li et al. 2004; Manos et al. 1993; Manos e Steele 1997; Nixon 1989; Wolfe 1989). Juglandaceae, Myricaceae, Casuarinaceae e Betulaceae formam um clado (aqui denominado Fagales-núcleo) sustentado por caracteres de cpDNA (sítios de restrição e seqüências de nucleotídeos de *rbcL* e *matK*) (Chase et al. 1993; Hufford 1992; Manos et al. 1993; Manos e Steele 1997; Nixon 1989; Wolfe 1989) (Figura 9.84). As Fagales-núcleo podem ser caracterizadas pela presença de pólen mais ou menos triporoporado (poros com endoaberturas mais ou menos bem desenvolvidas) e óvulos com muitos gametófitos femininos. Esse último caráter pode ser uma sinapomorfia adicional. Esse grupo de famílias abrange os representantes vivos do complexo dos Normapolles, um grupo bem representado no registro fóssil (Kedves 1989). Ju-

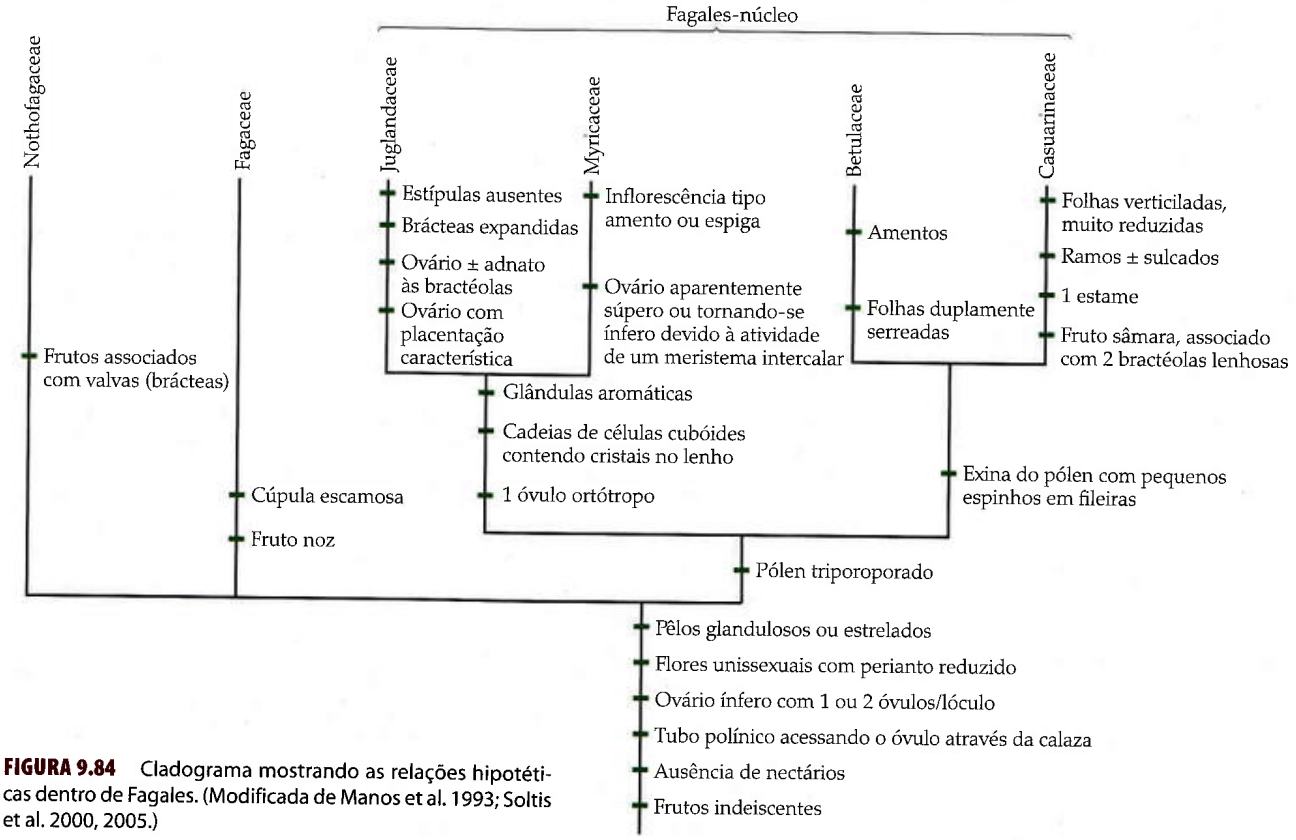


FIGURA 9.84 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Fagales. (Modificada de Manos et al. 1993; Soltis et al. 2000, 2005.)

Chave para as Principais Famílias de Fagales

1. Frutos associados com uma cúpula conspícua; carpelos 2-6; pólen colpado ou colporado 2
1. Frutos não associados com cúpula, embora geralmente apresentando brácteas e bractéolas variavelmente desenvolvidas; carpelos geralmente 2; pólen porado 3
2. Carpelos 3 (-12); óvulos com 2 tegumentos; estípulas estreitamente triangulares, sem coléteres; folhas inteiras a serreadas ou lobadas, mas nunca duplamente serreadas; plantas do Hemisfério Norte . . . . . **Fagaceae**
2. Carpelos 2-3; óvulos com 1 tegumento; estípulas peltadas, com coléteres; folhas inteiras a duplamente serreadas; plantas do Hemistério Sul. . . . . Nothofagaceae
3. Folhas pinado-compostas . . . . . **Juglandaceae**
3. Folhas simples 4
4. Folhas verticiladas, reduzidas a escamas diminutas; ramos longitudinalmente sulcados . . . . . **Casuarinaceae**
4. Folhas alternas, com lâminas conspícuas, ramos não-sulcados 5
5. Folhas inteiras a serreadas; frutos aquênios ou drupas, geralmente cobertos com papilas cerosas; plantas dióicas ou ocasionalmente monóicas; 1 óvulo basal e ortótropo . . . . . **Myricaceae**
5. Folhas ± duplamente serreadas; frutos aquênios, sâmaras ou nozes; plantas monóicas; 2 óvulos por lóculo, no ápice de um septo incompleto, anátropos . . . . . **Betulaceae**

glandaceae e Rhoipteleaceae são unidas pela sinapomorfia de folhas pinado-compostas, e Rhoipteleaceae apresenta o pólen mais parecido com os Normapolles dentre todos os integrantes vivos de Fagales. Myricaceae partilha com Juglandaceae a presença de pêlos peltados a glandulosos e gineceu com um único óvulo ortótropo, o que sugere uma maior afinidade entre essas famílias do que aquela indicada por seqüências de *matK* e *rbcL* (Manos e Steele 1997). Resulta interessante que uma análise recente baseada em seis regiões de DNA (Li et al. 2004) situa Myricaceae como grupo-irmão de um clado formado por Rhoipteleaceae + Juglandaceae.

Fagaceae Dumortier
(Família do carvalho)

Árvores ou arbustos; com presença de taninos. *Pêlos simples ou estrelados, também freqüentemente com escamas glandulares. Folhas geralmente alternas e espiraladas, simples, mas com freqüência lobadas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea;* estípulas presentes. *Inflorescências* determinadas, *com freqüência eretas e com formato de espigas, pêndulas e em formato de amento ou glomérulo* ou até reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares, com flores estaminadas e carpeladas na mesma inflorescência ou em inflorescências diferentes. *Flores unissexuais (plantas geralmente monóicas),* radiais, ± inconspícuas, as flores estaminadas em cimas reduzidas e associadas com uma bráctea, *as flores carpeladas geralmente em grupos de 1-3 e* **associadas com uma cúpula escamosa.** Tépalas, geralmente 6, reduzidas e inconspícuas, livres a ligeiramente conatas, imbricadas. Estames 4 a numerosos; filetes livres; grãos de pólen tricolporados ou tricolpados. *Carpelos 3 (-12),* conatos; *ovário ínfero,* com placentação axial; estigmas separados, porosos ou expandidos ao longo da face superior do estilete. Óvulos 2 por lóculo, mas todos abortivos, exceto 1. Nectários geralmente ausentes. **Fruto noz, associado com uma cúpula espinhosa a escamosa, geralmente 4-valvada ou não-valvada;** endosperma ausente (Figura 9.85).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T(6), A4–∞, G0

Flor carpelada: *, T(6), A0, $\underline{G(3)}$; noz (com cúpula)

Distribuição: amplamente distribuída em regiões tropicais a temperadas do Hemisfério Norte.

Gêneros/espécies: 9/900. ***Principais gêneros:*** *Quercus* (450 spp.), *Lithocarpus* (300) e *Castanopsis* (100). A família está representada nos Estados Unidos e/ou no Canadá por *Castanea, Chrysolepis, Fagus* e *Quercus.*

Importância econômica e produtos: as nozes de *Castanea* (castanha portuguesa) são comestíveis; as de *Quercus* (carvalho) e *Fagus* (faia) são consumidas ocasionalmente. As rolhas de cortiça provêm da casca de *Quercus suber. Quercus, Fagus* e *Castanea* apresentam espécies que são cultivadas como ornamentais. A família é muito importante como fonte de madeira para construção, móveis, barris e muitos outros usos.

Discussão: a monofilia de Fagaceae é sustentada por caracteres morfológicos, caracteres de sítios de restrição de cpDNA (Manos et al. 1993) e de seqüências de nucleotídeos (Li et al. 2004; Manos e Steele 1997). *Fagus* (Fagoideae) é o grupo-irmão dos outros gêneros, que constituem Quercoideae. *Trigonobalanus,* um táxon que parece ter retido condições plesiomórficas de inflorescência e cotilédones epigeus

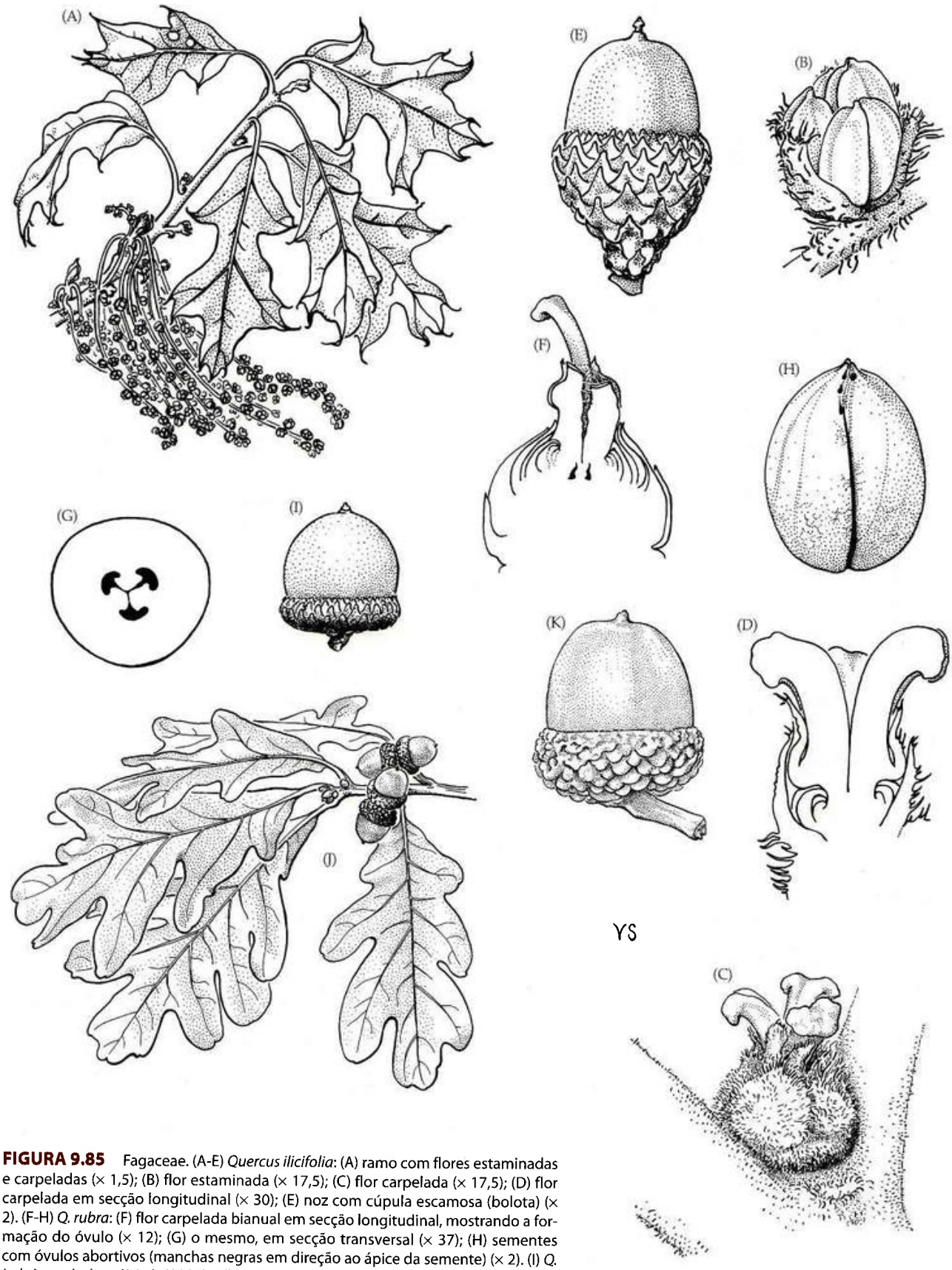


FIGURA 9.85 Fagaceae. (A-E) *Quercus ilicifolia*: (A) ramo com flores estaminadas e carpeladas (× 1,5); (B) flor estaminada (× 17,5); (C) flor carpelada (× 17,5); (D) flor carpelada em secção longitudinal (× 30); (E) noz com cúpula escamosa (bolota) (× 2). (F-H) *Q. rubra*: (F) flor carpelada bianual em secção longitudinal, mostrando a formação do óvulo (× 12); (G) o mesmo, em secção transversal (× 37); (H) sementes com óvulos abortivos (manchas negras em direção ao ápice da semente) (× 2). (I) *Q. imbricata*: bolota (0,75). (J-K) *Q. alba*: (J) ramo frutificando (× 0,5); (K) bolota (× 1,8). (Fonte: Elias 1971, *J. Arnold Arbor.* 52: pp. 182, 184.)

(ver a Figura 9.86), provavelmente é o grupo-irmão dos outros gêneros de Quercoideae. A única espécie Norte-americana de *Lithocarpus* se agrupa com *Quercus*, *Castanea* e *Castanopsis*, enquanto todas as outras espécies de *Lithocarpus* se agrupam com *Chrysolepis* (Oh e Manos 2006). *Lithocarpus*, *Castanea* e *Castanopsis* retiveram numerosos caracteres morfológicos plesiomórficos: inflorescências bissexuais, flores com perianto menos reduzido, estames exsertos e estigmas diminutos.

Quercus é considerado monofilético com base nos frutos (uma única noz rodeada por uma cúpula não-valvada, em conjunto formando uma bolota; Prancha 9.13C). Sua monofilia também tem sido sustentada por seqüências de DNA (Manos e Steele 1997; Manos et al. 2001). O gênero apresenta inflorescências carpeladas e estaminadas separadas, estas últimas formando amentos laxos (Prancha 9.13C). Dois grandes grupos morfológicos podem ser reconhecidos dentro de *Quercus*: o subgênero *Cyclobalanopsis* (espécies com as escamas das cúpulas arranjadas em ciclos) e o subgênero *Quercus* (espécies com as escamas das cúpulas imbricadas). No entanto, são necessários mais estudos para confirmar se esses grupos constituem de fato clados. O subgênero *Quercus* é composto por três grupos principais. Os carvalhos vermelhos (seção *Lobatae*) se caracterizam pelas folhas com pontas agudas, como espinhos; flores com estiletes alongados e linear-espatulados e, em geral, anteras retusas; óvulos abortivos próximos do ápice da noz e frutos geralmente bianuais. Os carvalhos brancos (seção *Quercus*) se caracterizam pelas folhas sem ápice como espinho; flores com estiletes curtos e abruptamente dilatados, anteras geralmente apiculadas; óvulos abortivos na base da noz e frutos anuais. Uma terceira e pequena seção, *Protobalanus*, é semelhante à seção *Quercus*, mas difere na presença de frutos bianuais (vs. anuais) e da parede interna do fruto claramente pubescente (vs. glabra) (Nixon et al. 1995). Análises de DNA sustentam a separação de *Q. cerris*, *Q. suber* e *Q. ilex*, e *taxa* afins da seção Quercus, e seu reconhecimento como seção *Cerris* (Manos et al. 1999; 2001).

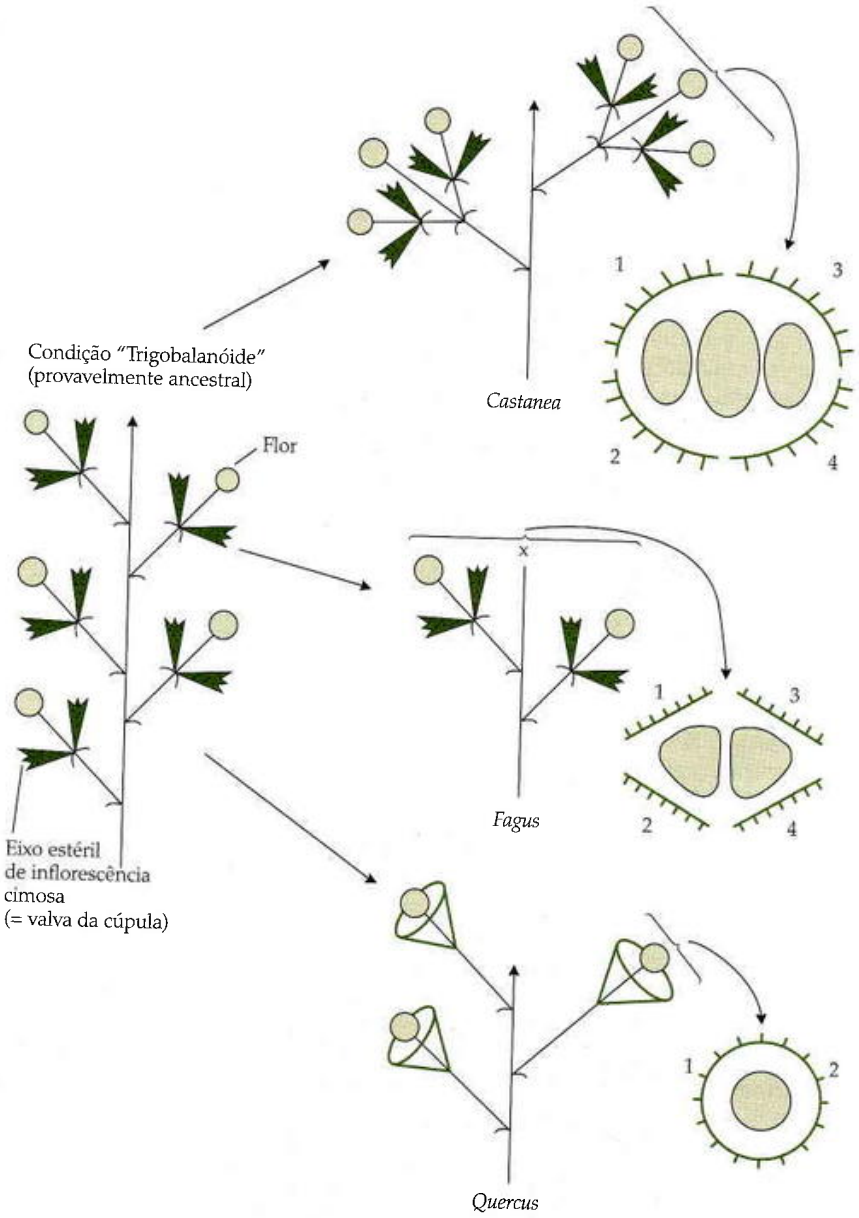


FIGURA 9.86 Hipótese sobre a evolução dos diversos tipos de cúpulas em Fagaceae.

A variação nos caracteres das cúpulas provê caracteres úteis na delimitação genérica (Figura 9.86). A cúpula é provavelmente uma inflorescência cimosa cujos eixos mais externos estão modificados na forma de valvas que apresentam espinhos ou escamas (Brett 1964; Fey e Endress 1983; Nixon 1989; Okamoto 1989). As valvas podem ser mais ou menos evidentes, dependendo do grau de fusão. As cúpulas de *Nothofagus* (Nothofagaceae) provavelmente não são homólogas com aquelas de Fagaceae. Devem ser compostas por brácteas e estípulas densamente agregadas.

As inconspícuas flores de *Fagus* e *Quercus* estão dispostas em inflorescências unissexuais que se desenvolvem na primavera, antes da aparição das folhas, e são polinizadas pelo vento. *Castanea* e *Castaneopsis* apresentam flores estaminadas conspícuas e odoríferas e são polinizadas por moscas, coleópteros e abelhas. A polinização pelo vento deve ter evoluído três vezes dentro da família. As grandes nozes de Fagaceae são dispersas por aves e mamíferos (especialmente roedores).

Na América do Norte, *Castanea* tem sido devastado por uma doença causada pelo fungo *Endothea parasitica*.

Referências adicionais: Abbe 1974; Elias 1971a; Kaul and Abbe 1984; Kubitzki 1993b; MacDonald 1979b.

Betulaceae S. F. Gray
(Família da bétula)

Árvores ou arbustos; presença de taninos; casca lisa ou escamosa; às vezes esfoliantes em finas camadas, às vezes providas de lenticelas horizontais proeminentes. *Pêlos simples, glandulosos ou peltados. Folhas alternas e espiraladas ou dísticas, simples,* **duplamente serreadas,** *com venação peninérvea, nervuras secundárias dirigindo-se ao ápice da serra; estípulas presentes.* Inflorescências determinadas, parecendo espigas, mas **formando amentos pêndulos ou eretos,** terminais ou axilares, às vezes expostas durante o inverno, solitárias ou em agregados racemosos, com brácteas conspícuas, *flores estaminadas e carpeladas em inflorescências separadas. Flores unissexuais (plantas monóicas),* radiais, inconspícuas, *geralmente 2 ou 3, formando uma unidade cimosa na axila das brácteas das inflorescências e freqüentemente associadas com bractéolas de segunda e terceira ordem diversamente fusionadas. Tépalas (0-) 1-4 (-6), reduzidas,* ± livres, às vezes lobadas, ligeiramente imbricadas. *Estames geralmente (1-) 4 (-6),* às vezes parecendo ser em maior número devido à proximidade das flores de cada unidade cimosa; filetes curtos, livres a conatos na base, às vezes divididos; grãos de pólen (2-) 3-7-(poro) porados. *Carpelos geralmente 2, conatos; ovário ínfero,* com placentação axial (mas incompletamente 2-locular e os óvulos dispostos no ápice de um septo incompleto); estigmas 2, estendendo-se ao longo da superfície adaxial dos estiletes. Óvulos geralmente 2 por lóculo, mas todos abortivos, exceto um, em geral com um único tegumento. Nectários ausentes. *Fruto aquênio, noz ou sâmara 2-alada, associado com brácteas e/ou bractéolas complexas e diversamente fusionadas;* endosperma presente ou ausente (Figura 9.87).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T-0–6-, A(1–4), G0

Flor carpelada: *, T-0–6-, A0, G$\underline{(2)}$; aquênio, sâmara, noz

Distribuição e ecologia: amplamente dispersa em regiões temperadas a boreais do Hemisfério Norte, mas *Alnus* se estende até a América do Sul (nos Andes); as espécies da família são típicas dos primeiros estágios sucessionais, mas também ocorrem em áreas úmidas e como elementos dominantes de florestas. Em *Alnus* a fixação de nitrogênio acontece por meio de nódulos radiculares contendo bactérias simbióticas.

Gêneros/espécies: 6/157. ***Principais gêneros:*** *Betula* (60 spp.), *Alnus* (35), *Carpinus* (35), *Corylus* (15) e *Ostrya* (10). Todos esses gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: as nozes de *Corylus* (avelã) são comestíveis. Muitas espécies de *Betula* (bétula) e *Alnus* (amieiro) são importantes fontes de madeira ou celulose e este último é importante para a recuperação de áreas degradadas. *Betula* (bétula), *Corylus, Carpinus* (carpino) e *Ostrya* fornecem importantes espécies ornamentais.

Discussão: Betulaceae é considerada monofilética com base na presença de flores estaminadas e carpeladas em amentos (Prancha 9.13B), nas folhas de margens duplamente serreadas (Crane 1989) e nas seqüências de DNA (Li et al. 2004). Betulaceae e o gênero neotropical *Ticondendron* (Ticodendraceae) são grupos-irmãos. *Ticondendron* apresenta folhas com praticamente todos os dentes diretamente vascularizados por nervuras secundárias, estípulas envolvendo os ramos finos e drupas. Betulaceae compreende dois grandes grupos monofiléticos: Betuloideae (incluindo *Alnus* e *Betula*) e Coryloideae (incluindo *Carpinus, Corylus, Ostrya* e *Ostryopsis*) (Crane 1989; Chen et al. 1999). Betuloideae é hipoteticamente um clado, sustentado pela presença de frutos achatados, brácteas e bractéolas fusionadas como escamas e flores carpeladas desprovidas de perianto. A monofilia de Coryloideae é sustentada pelas flores estaminadas sem perianto e pelas flores carpeladas com bractéolas conatas e expandidas. Seqüências de DNA nuclear ribossomal e de *rbcL* também sustentam as duas subfamílias (Chen et al. 1999; Forest et al. 2005).

O desenvolvimento, a anatomia e a morfologia das altamente modificadas flores e inflorescências de Betulaceae têm sido objeto de estudo intensivo (Abbe 1935, 1974) e são importantes nas delimitações genéricas (Figura 9.88). Todos os integrantes da família apresentam amentos carpelados e estaminados com as flores dispostas em unidades cimosas consistindo em 1 a 3 flores e 1 a 7 brácteas/bractéolas. As unidades cimosas dos amentos carpelados de *Alnus* estão reduzidas a duas flores e cada cima está associada com uma bráctea, duas bractéolas secundárias e duas bractéolas terciárias (todas conatas, persistentes e lenhosas). As unidades cimosas dos amentos carpelados de *Betula* são geralmente compostas por três flores associadas com uma bráctea e duas bractéolas fusionadas que delimitam uma "bráctea" trilobada e decídua. Em *Carpinus,* duas núculas (provindas de respectivas unidades cimosas) estão associadas com uma bráctea pequena, e cada núcula está associada com uma respectiva bráctea secundária expandida e conata com duas bractéolas terciárias adjacentes. Em contraste, os aquênios de *Ostrya* estão completamente envolvidos por uma estrutura expandida e em formato de bexiga que se desenvolve a partir de bractéolas secundárias e terciárias fusionadas. As nozes de *Corylus* estão rodeadas por bractéolas secundárias muito expandidas.

As inconspícuas flores de Betulaceae estão dispostas em amentos carpelados geralmente eretos e amentos estaminados geralmente pêndulos. Todos os integrantes da família florescem na primavera, antes da aparição das folhas ou simultaneamente com o seu desenvolvimento, e são polinizados pelo vento. Ovário e óvulos não estão completamente desenvolvidos no momento da polinização (como em Fagaceae). As pequenas sâmaras 2-aladas de *Betula* e *Alnus,* são dispersas pelo vento. Em algumas espécies de *Alnus,* as asas estão reduzidas, as sementes flutuam e são dispersas pela água. As núculas de *Carpinus* e *Ostrya* estão associadas com bractéolas expandidas e fusionadas e são dispersas pela água e pelo vento. *Corylus* apresenta nozes grandes que são dispersas por roedores.

Referências adicionais: Furlow 1990; Kubitzki 1993a.

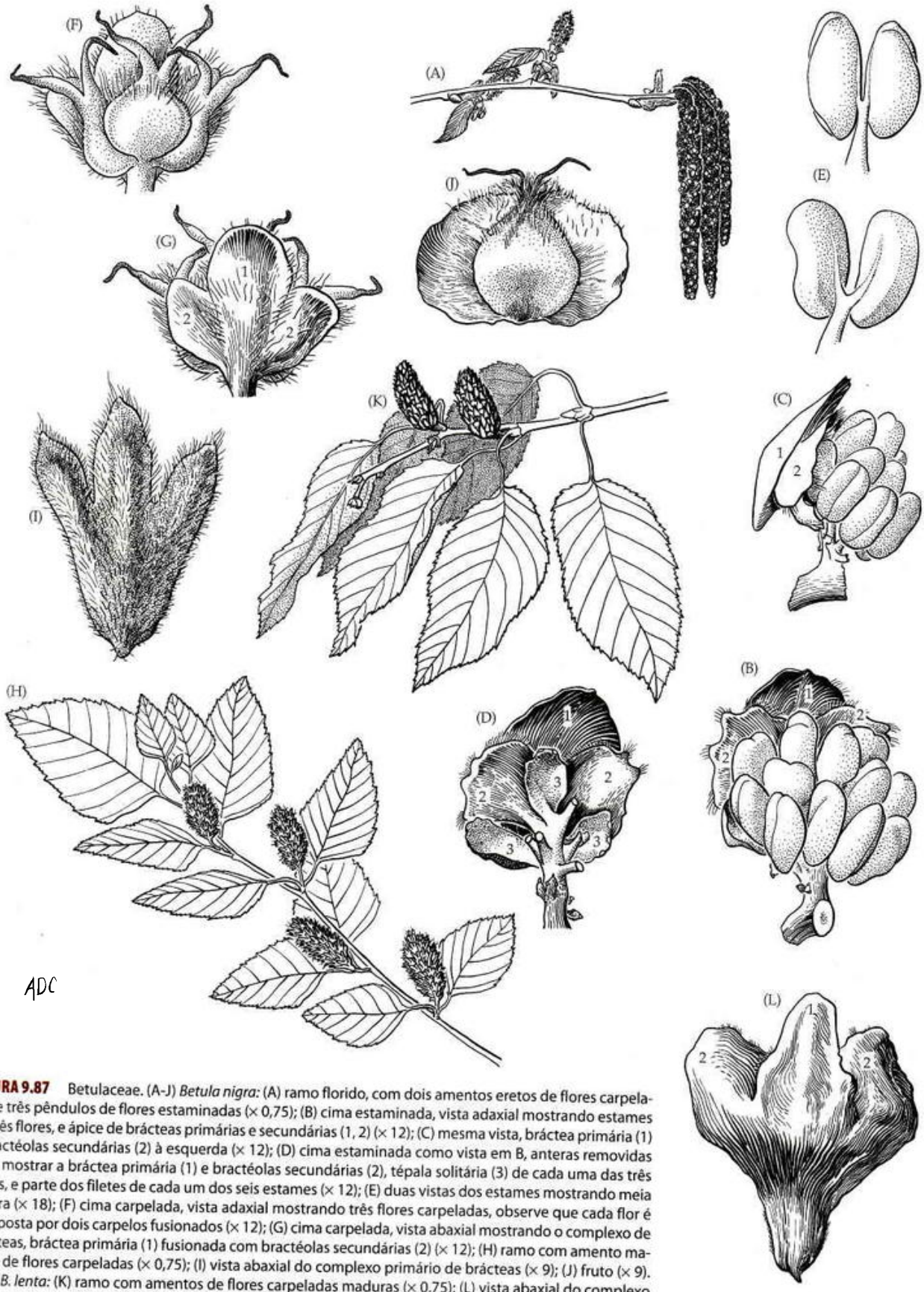


FIGURA 9.87 Betulaceae. (A-J) *Betula nigra:* (A) ramo florido, com dois amentos eretos de flores carpeladas e três pêndulos de flores estaminadas (× 0,75); (B) cima estaminada, vista adaxial mostrando estames de três flores, e ápice de brácteas primárias e secundárias (1, 2) (× 12); (C) mesma vista, bráctea primária (1) e bractéolas secundárias (2) à esquerda (× 12); (D) cima estaminada como vista em B, anteras removidas para mostrar a bráctea primária (1) e bractéolas secundárias (2), tépala solitária (3) de cada uma das três flores, e parte dos filetes de cada um dos seis estames (× 12); (E) duas vistas dos estames mostrando meia antera (× 18); (F) cima carpelada, vista adaxial mostrando três flores carpeladas, observe que cada flor é composta por dois carpelos fusionados (× 12); (G) cima carpelada, vista abaxial mostrando o complexo de brácteas, bráctea primária (1) fusionada com bractéolas secundárias (2) (× 12); (H) ramo com amento maduro de flores carpeladas (× 0,75); (I) vista abaxial do complexo primário de brácteas (× 9); (J) fruto (× 9). (K-L) *B. lenta:* (K) ramo com amentos de flores carpeladas maduras (× 0,75); (L) vista abaxial do complexo de brácteas de cima madura em frutificação (× 9). (Fonte: Furlow 1990, *J. Arnold Arbor.* 52: p. 71.)

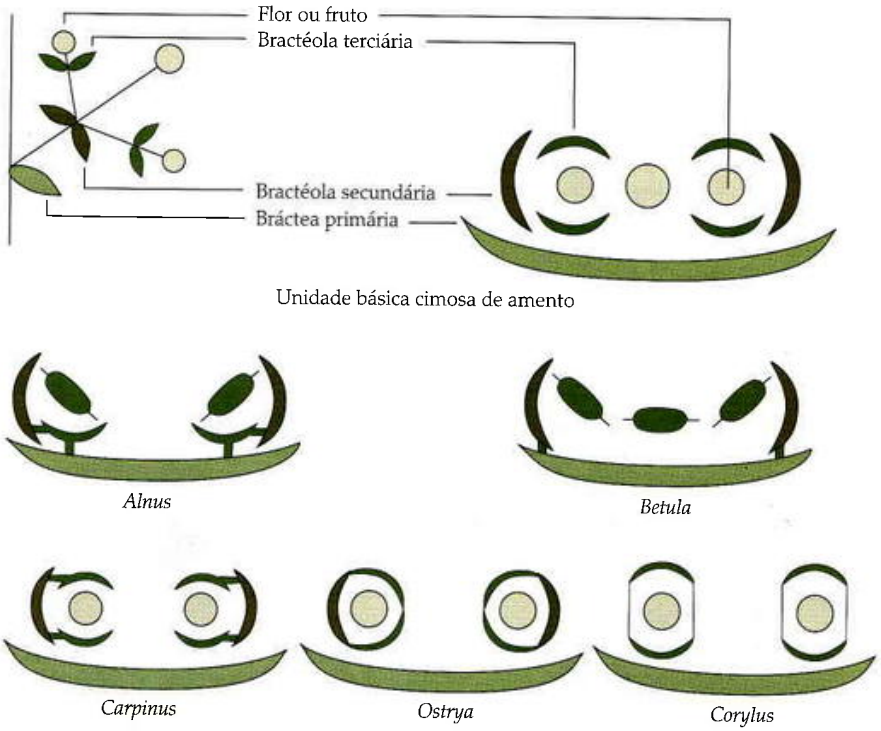


FIGURA 9.88 Diagramas florais das unidades cimosas de amentos de flores carpeladas em Betulaceae.

Casuarinaceae R. Brown
(Família das casuarinas)

Árvores ou arbustos com **ramos finos, verdes, articulados e sulcados; raízes com nódulos contendo bactérias fixadoras de nitrogênio;** presença de taninos. Pêlos simples ou ramificados. **Folhas verticiladas, em grupos de 4-20, simples, em formato de escama, ± conatas, formando uma bainha serreada nos nós;** estípulas ausentes. *Inflorescências* indeterminadas, terminais, *formando amentos no ápice dos ramos laterais. Flores unissexuais (plantas monóicas ou dióicas),* radiais, *inconspícuas, solitárias na axila das brácteas da inflorescência e associadas com 2 bractéolas.* Tépalas ausentes. **Um estame;** grãos de pólen geralmente triporoporados. *Carpelos 2, conatos;* ovário presumivelmente ínfero, com placentação axial; estigmas 2, ao longo da superfície interna dos estiletes. Óvulos 2 por lóculo, ou às vezes ausentes em 1 dos lóculos, todos abortivos exceto um, ortótropos, **com 2 tegumentos.** Nectários ausentes. **Fruto sâmara, associado com duas bractéolas lenhosas, em amentos cônicos;** endosperma ausente.

Fórmula floral:
Flor estaminada: *, T-0-, A1, G0
Flor carpelada: *, T-0-, A0, G$\underline{\textcircled{2}}$; sâmara

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída no sudeste da Ásia, na Austrália e nas ilhas do sudoeste do Pacífico, mas naturalizada em ambientes costeiros de regiões tropicais e subtropicais da África e das Américas. Freqüentemente plantas de ambientes xéricos.

Gêneros/espécies: 4/96. ***Principais gêneros:*** *Allocasuarina* (59 spp.), *Gymnostoma* (18) e *Casuarina* (17). A família está representada nos Estados Unidos (Flórida) por três espécies introduzidas de *Casuarina*.

Importância econômica e produtos: muitas espécies são fontes de madeira ou são cultivadas como ornamentais. *Casuarina* é invasora na Flórida (Estados Unidos).

Discussão: Casuarinaceae é facilmente reconhecida e é considerada monofilética (veja a lista de caracteres destacados em negrito na descrição). *Casuarina* era outrora amplamente definido, mas foi dividido em quatro gêneros, com base na natureza dos sulcos dos ramos (rasos e abertos vs. profundos e estreitos), no número de dentes por verticilo, no formato das brácteas dos amentos carpelados, na cor do fruto e no número cromossômico (Johnson e Wilson 1989, 1993). *Gymnostoma* é o grupo-irmão dos outros gêneros e apresenta ramos com sulcos rasos e abertos, enquanto os outros gêneros apresentam sulcos profundos e estreitos (ocultando os estômatos).

As flores de Casuarinaceae são polinizadas pelo vento e as sementes também são dispersas pelo vento.

Referências adicionais: Rogers 1982; Torrey and Berg 1988.

Myricaceae Richard ex Kunt
(Família do samouco)

Árvores ou arbustos aromáticos; presença de triterpenos e sesquiterpenos; presença de taninos; **raízes geralmente providas de nódulos contendo bactérias fixadoras de nitrogênio.** *Escamas peltadas, com ápice geralmente expandido, glanduloso e de cor dourada, contendo diversos óleos aromáticos*

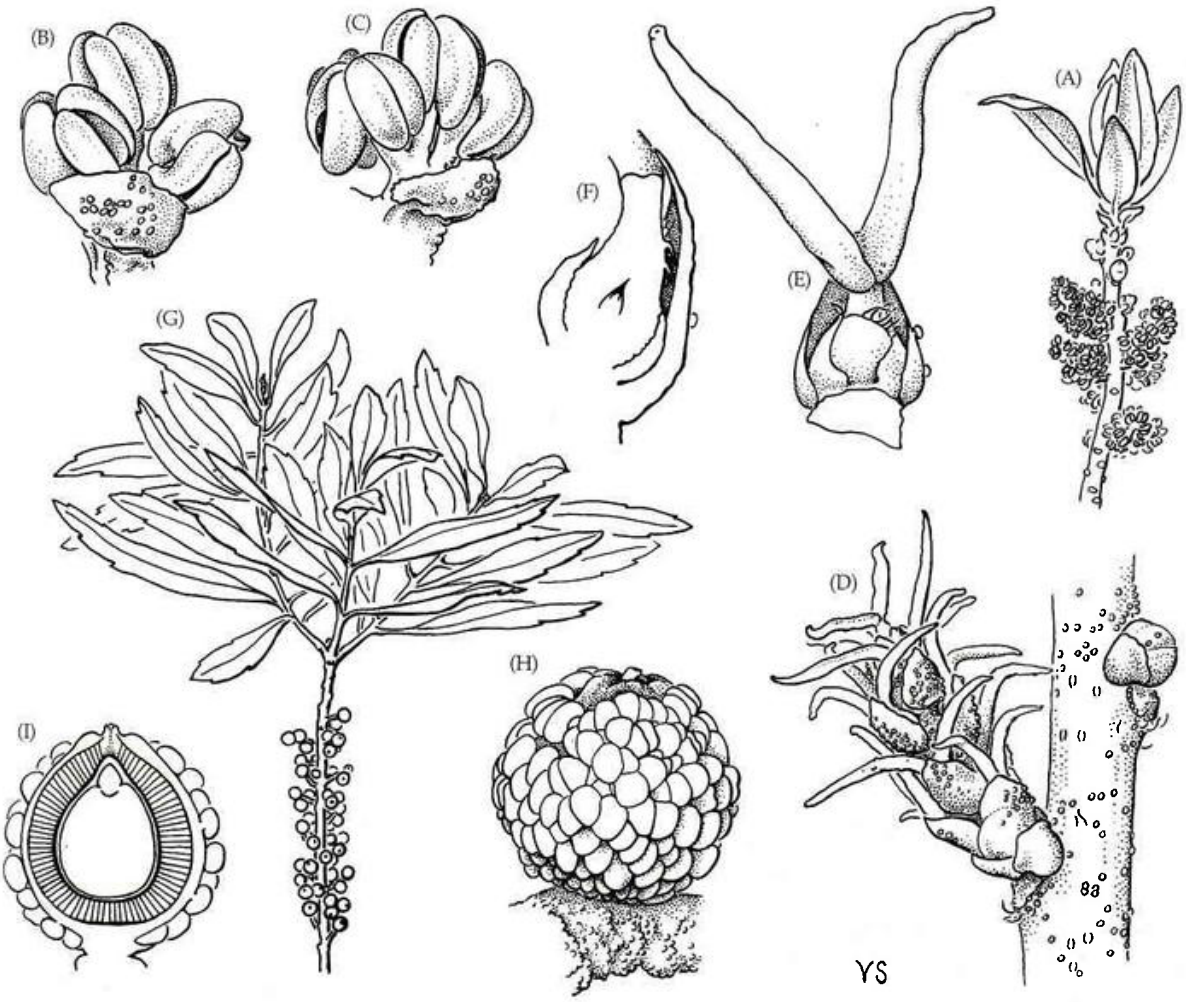


FIGURA 9.89 Myricaceae. (A-F) *Myrica pensylvanica:* (A) ramo com amentos estaminados (× 1,5); (B) flor estaminada (× 14,5); (C) flor estaminada, vista lateral (× 14,5); (D) amento carpelado (× 9); (E) flor carpelada com brácteas (× 22); (F) flor carpelada em secção longitudinal mostrando o óvulo basal (× 30). (G-I) *M. cerifera:* (G) ramo com frutos (× 0,75); (H) drupa (× 12); (I) fruto em secção longitudinal, observe as papilas cerosas, endocarpo (indicado com numerosas linhas radiais) e embrião (× 12). (Fonte: Elias 1971, *J. Arnold Arbor.* 52: p. 310.)

ou resinas. Folhas alternas e espiraladas, simples (profundamente lobadas em *Comptonia*), *inteiras a serreadas, com venação peninérvea;* estípulas ausentes ou presentes (*Comptonia*). **Inflorescências** indeterminadas, **freqüentemente com formato de espiga ou de amento,** eretas a ± pêndulas, axilares, flores estaminadas e carpeladas geralmente dispostas em inflorescências separadas. *Flores unissexuais (plantas monóicas ou dióicas),* radiais, inconspícuas, 1 flor na axila de cada bráctea da inflorescência. *Perianto ausente,* exceto em *Canacomyrica* onde está representado por 6 tépalas diminutas no ápice do ovário, mas flores geralmente associadas com brácteas e bractéolas. *Estames 2-9,* mas parecendo mais numerosos devido à proximidade de muitas flores; grãos de pólen geralmente triporoporados. *Carpelos 2, conatos; ovário aparentemente súpero* (devido à perda do perianto; *Comptonia*), **tornando-se ínfero devido à atividade de meristemas intercalares ao redor e/ou abaixo do gineceu, formando uma estrutura em forma de taça,** que eleva as bractéolas como parte da parede do fruto (como acontece em *Myrica gale* e *taxa* afins), *ou ínfero já no momento da polinização, devido à atividade intercalar precoce* que forma uma estrutura espessa com (na maioria das espécies de *Myrica*) ou sem (*Canacomyrica*) papilas, com placentação basal; estigmas 2, alongados. Um óvulo por gineceu, ortótropo, com 1 tegumento. Nectários ausentes. *Fruto drupa, coberto por papilas carnosas ou cerosas, ou aquênio,* não associado com bractéolas conspícuas (na maioria das spp. de *Myrica; Canacomyrica*), com 2 bractéolas fusionadas ao aquênio (*Myrica gale* e *taxa* afins), ou simplesmente rodeando o fruto (*Comptonia*); endosperma ausente ou muito escasso (Figura 9.89).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T-0-, A1–9, G0

Flor carpelada: *, T-0-, A0, $G\underline{\underline{(2)}}$; drupa, aquênio

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e temperadas; com freqüência integrante dos primeiros estágios sucessionais ou em áreas brejosas; plantas associadas com bactérias fixadoras de nitrogênio contidas em nódulos radiculares.

Gêneros/espécies: 3/40. ***Principal gênero:*** *Myrica* (38 spp.)

Importância econômica e produtos: são extraídas ceras aromáticas do fruto de várias espécies de *Myrica* (samouco e espécies afins); algumas espécies apresentam frutos comestíveis. Muitas espécies de *Myrica* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: Myricaceae é considerada monofilética com base nos seus numerosos caracteres morfológicos especializados (MacDonald 1974, 1977, 1979a, 1989) e também com base em evidência molecular (Herbert et al. 2006). *Canacomyrica*, um gênero endêmico da Nova Caledônia, é o grupo-irmão do clado *Camptonia* + *Myrica*, que é caracterizado pela perda do perianto. *Comptonia* deve ser o grupo-irmão de *Myrica*, amplamente circunscrito. *Comptonia* reteve estípulas, lenho com poros difusos e bractéolas livres do ovário. Seus frutos são pequenos aquênios e não apresentam o desenvolvimento intercalar do eixo da inflorescência que compõe uma grande parte da parede do fruto em *Myrica*. O desenvolvimento do ovário e do fruto é mais complexo em *M. cerifera, M. pensylvanica, M. rubra* e *taxa* afins; neste grande grupo aparecem papilas carnosas ou cerosas na região meristemática e em forma de taça que envolve o fruto. O resultado é uma drupa papilosa. (Em *Canacomyrica*, a região meristemática e a drupa são lisas.) *Myrica gale* e *taxa* afins apresentam a apomorfia de bractéolas expandidas fortemente adnatas à parede do fruto e devem constituir o grupo-irmão de *M. cerifera* e *taxa* afins. Os caracteres distintivos de *M. cerifera* e *taxa* afins fizeram com que alguns sistematas os segregassem no gênero *Morella* (Wilbur 1994, 2001).

Abbe (1974) sugeriu que aquilo que parece ser a flor estaminada (na axila da bráctea) é na verdade um grupo de flores estaminadas, cada uma consistindo em um único estame.

As reduzidas flores de Myricaceae são polinizadas pelo vento, e a maioria das espécies apresenta amentos carpelados e estaminados separados. Os frutos carnosos ou cerosos de *Myrica cerifera* (e espécies similares) são dispersos principalmente por aves. Os pequenos frutos de *M. gale* são dispersos pela água, com as brácteas expandidas atuando como flutuadores.

Referências adicionais: Elias 1971b; Kubitzki 1993c; MacDonald 1978.

Juglandaceae A. P. de Candolle ex Perleb (Família da nogueira)

Árvores aromáticas; presença de taninos. Pêlos diversos, freqüentemente estrelados, *e escamas peltadas com ápice glandular e expandido contendo diversos óleos aromáticos e/ou resinas. Folhas alternas e espiraladas,* ocasionalmente opostas, **pinado-compostas,** ocasionalmente unifoliadas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea; **estípulas ausentes.** *Inflorescências* indeterminadas, *espigas ou panículas eretas a pêndulas, flores estaminadas e carpeladas com freqüência em inflorescências separadas, neste caso a inflorescência estaminada geralmente do tipo amento,* terminais ou axilares. *Flores unissexuais (plantas monóicas ou menos freqüentemente dióicas),* ± radiais, inconspícuas, 1 flor na axila de cada bráctea da inflorescência e associada com 2 bractéolas, **brácteas** *às vezes 3-lobadas* **freqüentemente expandidas e formando uma asa (ou asas) associada com o fruto,** *ou formando parte da cobertura cupuliforme que rodeia o fruto. Tépalas 0-4,* inconspícuas, modificadas em um disco estigmático em *Carya*. Estames 3-numerosos; filetes curtos; grãos de pólen triporoporados ou poliporoporados. *Carpelos geralmente 2, conatos; ovário ínfero* **parcial ou completamente adnato às duas bractéolas** *e com freqüência também com a bráctea,* **ovário unilocular na região superior e bilocular na inferior,** ou aparentemente 4-8 locular devido à presença de falsos septos, **com os óvulos dispostos no ápice de septos incompletos;** estigmas geralmente 2, curtos a alongados e ao longo da superfície adaxial dos ramos do estilete, com freqüência expandidos. Óvulo 1, ortótropo, com 1 tegumento. Nectários ausentes. *Fruto noz ou núcula com freqüência de aspecto samaróide devido à associação com brácteas e/ou bractéolas, ou drupa às vezes com um envoltório externo que se rasga expondo um caroço rígido;* embrião com *cotilédones grandes e corrugados;* endosperma ± ausente (Figura 9.90).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, T-4–0-, A3–∞, G0

Flor carpelada: *, T-4±0-, A0, $G\underline{\underline{(2)}}$; noz; núcula; drupa (às vezes com cobertura ± deiscente)

Distribuição: amplamente dispersa em regiões tropicais a temperadas.

Gêneros/espécies: 8/59. ***Principais gêneros:*** *Carya* (25 spp.) e *Juglans* (20); ambos ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Juglans regia* (nogueira), *J. nigra* (nogueira preta), *Carya illinoensis* (pecã) e *C. ovata* fornecem nozes comestíveis. *Juglans, Carya* e *Engelhardia* são importantes essências florestais e os dois primeiros gêneros, junto com *Pterocarya,* são cultivados como ornamentais.

Discussão: a monofilia de Juglandaceae é fortemente sustentada por caracteres morfológicos e de DNA (Li et al. 2004; Manchester 1987; Manning 1978; Smith e Doyle 1995). As relações filogenéticas dentro de Juglandaceae têm sido estudadas em análises de caracteres morfológicos e moleculares (Smith e Doyle 1995; Manos e Stone 2001), bem como por meio de um uso mais subjetivo de caracteres morfológicos (Manchester 1987; Manning 1978; Stone 1989, 1993). Engelhardioideae, incluindo os gêneros *Engelhardia, Alfaroa* e *Oreomunnea,* é o grupo-irmão dos demais gêneros da família. Esse grupo é caracterizado pela presença de brácteas triloba-

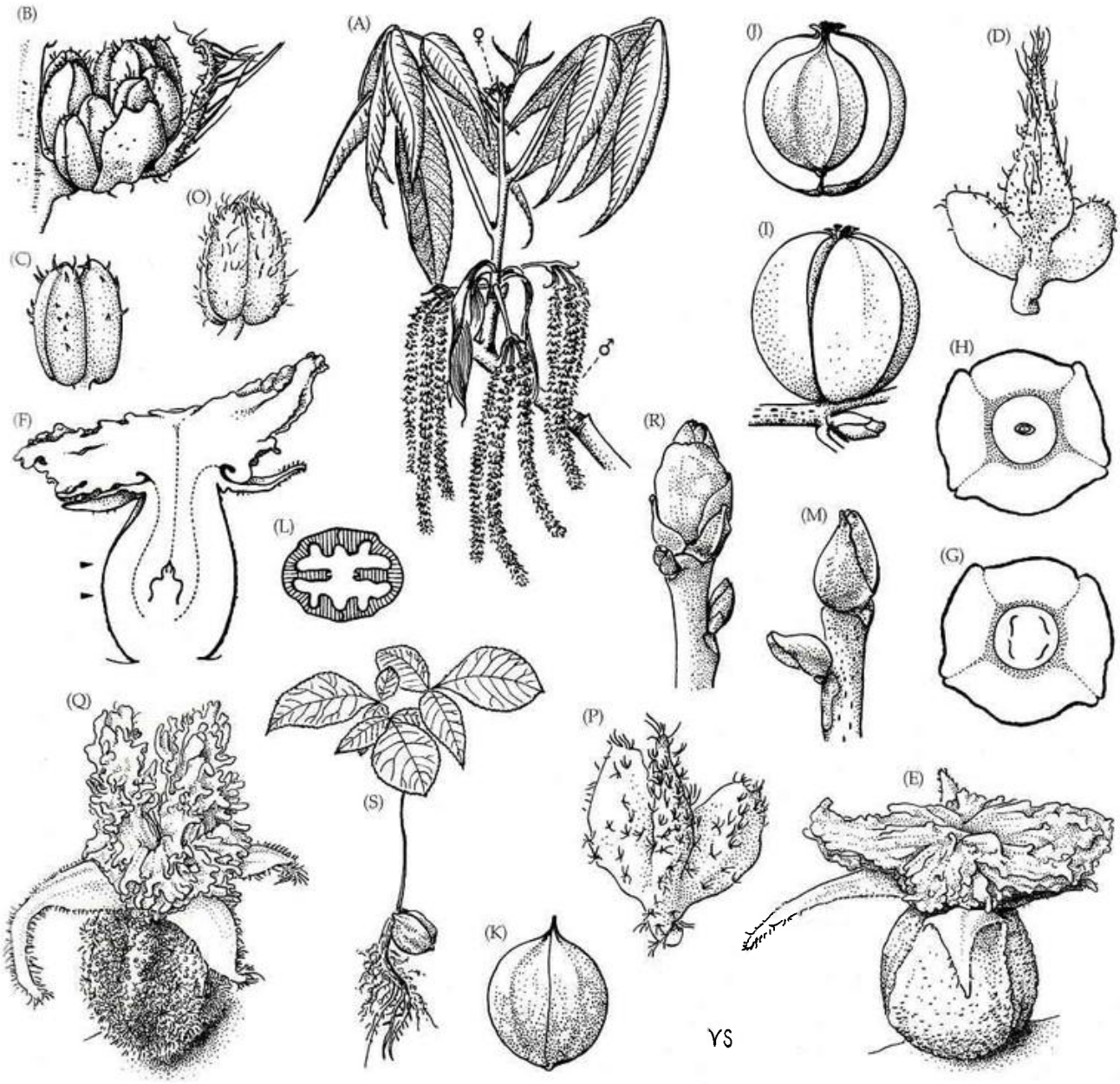


FIGURA 9.90 Juglandaceae. (A-M) *Carya ovata:* (A) ramo florido com amentos estaminados e flores carpeladas (× 0,5); (B) flor estaminada (× 14); (C) estame (× 17); (D) brácteas subtendendo flor estaminada (× 14); (E) flor carpelada (× 8,5); (F) flor carpelada em secção longitudinal, mostrando o óvulo ortótropo basal (× 8,5); (G) flor carpelada em secção transversal, no nível da seta inferior em F, mostrando a condição 4-locular (× 8,5); (H) o mesmo, no nível da seta superior, mostrando óvulo (× 8,5); (I) noz com cobertura deiscente (× 1); (J) noz exposta após a remoção de dois segmentos da cobertura (× 1); (K) noz (× 1); (L) noz em secção transversal, mostrando o grande embrião (em branco) com cotilédones corrugados (× 1); (M) botão apical invernal (× 1,5). (N-S) *C. laciniosa:* (N) flor estaminada (× 14); (O) estame (× 17); (P) brácteas subtendendo flor estaminada (× 14); (Q) flor carpelada (× 8,5); (R) ápice de botão invernal (× 1,5); (S) plântula (× 0,25). (Fonte: Elias 1971, *J. Arnold Arbor.* 53: p. 37.)

das e nozes com cobertura fibrosa. Os demais gêneros (isto é, *Platycarya, Carya, Cyclocarya, Pterocarya* e *Juglans*, todos na subfamília Juglandoideae) formam um clado bem sustentado; sinapomorfias desse clado são a presença de gemas com escamas, folhas pinado-compostas imparipinadas, com folíolos freqüentemente serreados, bractéolas completamente fusionadas ao ovário, presença de esclereídes isodiamétricos na casca da noz, lenho com anéis de crescimento e elementos de vaso exclusivamente com perfurações simples. *Platycarya* deve ser basal dentro de Juglandoideae, e os demais

taxa partilham frutos drupáceos, inflorescências unissexuais e ramos dos estiletes alongados. *Carya* é distinto pela retenção das tépalas muito modificadas e persistentes (formando um "disco estigmático") nas flores carpeladas e pela presença de frutos com cobertura externa deiscente. *Carya* é grupo-irmão de um clado contendo *Juglans, Pterocarya* e *Cyclocarya*. Esses três gêneros partilham a presença de amentos estaminados pedunculados e ramos com medula compartimentalizada. *Juglans* apresenta drupas grandes (com polpa derivada das brácteas e bractéolas adnatas), enquanto *Cyclocarya* e *Pterocarya* retiveram frutos pequenos com bractéolas claramente aladas. Frutos grandes (em geral com cotilédones carnosos) evoluíram separadamente em *Alfaroa, Carya* e *Juglans* (Stone 1989; Manos e Stone 2001).

As reduzidas flores de Juglandaceae estão agrupadas em amentos pêndulos e apresentam numerosas adaptações para a polinização pelo vento. A floração ocorre antes ou simultaneamente com a formação das folhas novas; os óvulos não estão completamente desenvolvidos no momento da polinização. Frutos com brácteas ou bractéolas em formato de asas (p. ex., *Engelhardia, Cyclocarya* e *Pterocarya*) são dispersos pelo vento. Os grandes frutos de *Alfaroa* (nozes), *Juglans* (drupas; Prancha 9.13F) e *Carya* (nozes com cobertura externa deiscente) estão adaptados para a dispersão por roedores.

Referências adicionais: Elias 1972; Manning 1938,1940, 1948; Stone 1973;Tiffney 1986.

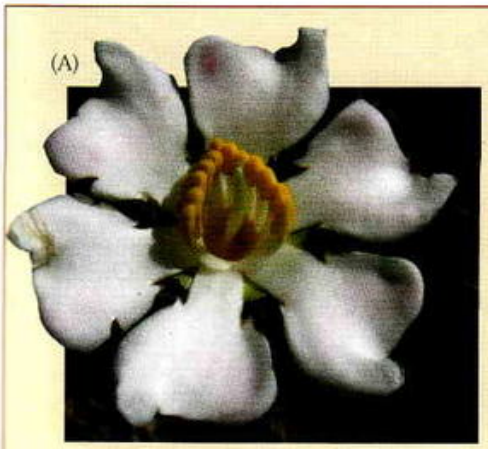
Myrtales: *Incertae Sedis* dentro de Rosídeas

Myrtales é claramente monofilética, como sustentado por caracteres morfológicos, anatômicos, embriológicos (Johnson e Briggs 1984), bem como por seqüências de *rbcL, matK, atpB, ndhF* e 18S (Chase et al. 1993; Conti 1994; Conti et al. 1996, 1997; Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 2000). Prováveis sinapomorfias morfológicas são a presença de elementos de vaso com pontoações areoladas, (isto é, margeadas), caules com floema interno, ausência de estípulas ou a presença destas na forma de pequenas estruturas laterais ou axilares, flores com hipanto curto a alongado, estames curvos no botão (mas retos em Onagraceae) e presença de um único estilete, com os carpelos completamente conatos. Além disso, tais plantas apresentam folhas simples, geralmente inteiras-marginadas e freqüente-

Chave para as Principais Famílias de Myrtales

1. Ovário unilocular com placentação apical; fruto drupa 1-seminada, geralmente achatada, costada e/ou alada; pêlos longos, retos e de ponta aguda, unicelulares e de paredes espessas . . . . **Combretaceae**
1. Ovário plurilocular com placentação axial; fruto 1 a plurisseminado, geralmente cápsula ou baga; pêlos diversos, mas não como acima 2
2. Folhas com glândulas pelúcidas contendo óleos aromáticos e, portanto, aromáticas quando esmagadas; estames geralmente numerosos, a antera freqüentemente com uma cavidade apical secretora . . . . **Myrtaceae**
2. Folhas sem glândulas pelúcidas, não-aromáticas; estames em número igual ou em dobro do número de pétalas, ou numerosos; anteras sem cavidades apicais secretoras 3
3. Folhas com 2-8 nervuras secundárias proeminentes originadas próximas da base foliar e convergentes no ápice, em geral conectadas por nervuras terciárias subperpendiculares à nervura mediana; conectivo da antera freqüentemente com apêndices diversos . . . . **Melastomataceae**
3. Folhas geralmente com venação peninérvea; anteras sem apêndices, mas às vezes providas de glândulas conspícuas 4
4. Folhas contendo grandes esclereídes ramificados; conectivo da antera engrossado, provido de uma glândula circular a deprimida, secretora de terpenóides; com freqüência com poucas sementes grandes; embrião freqüentemente grande e com cotilédones espessos ou convolutos; árvores a arbustos; cálice ± imbricado . . . . Memecylaceae
4. Folhas sem esclereídes grandes e ramificados; estames sem glândulas no conectivo; sementes, muitas a numerosas, diminutas; embrião diminuto com cotilédones curtos; ervas a árvores; cálice valvado 5
5. Pólen associado com fios de viscina; estames surgindo da borda do hipanto, retos no botão; flores geralmente 4 ou 2-meras; pétalas lisas, não comprimidas no botão; ovário ínfero; hipanto alongado com sépalas ± reflexas (exceto em *Ludwigia*) . . . . **Onagraceae**
5. Pólen sem fios de viscina; estames surgindo da região interna do hipanto, curvos no botão; flores geralmente 5-meras; pétalas enrugadas e comprimidas no botão; ovário súpero (exceto em *Punica*); hipanto curto a alongado . . . . **Lythraceae**

(A)



Myrtales: Melastomataceae
Blakea wilsoniorum: flor

(B)

Myrtales: Myrtaceae
Callistemon rigidus: ramo com flores

(C)

Myrtales: Onagraceae
Fuchsia pringsheimii: ramo com flores

(D)

Myrtales: Lythraceae
Cuphea cf. *ignea:* ramo com flores

(E)

Myrtales: Myrtaceae
Myrcianthes fragrans: ramo com frutos

(F)

Myrtales: Melastomataceae
Rhexia nuttallii: frutos

(G)

Myrtales: Lythraceae
Lagerstroemia speciosa: frutos

(H)

Myrtales: Melastomataceae
Sagraea scalpta: ramo com frutos

(I)

Myrtales: Combretaceae
Combretum aubletii: frutos alados

PRANCHA 9.14 Eudicotiledôneas: Myrtales

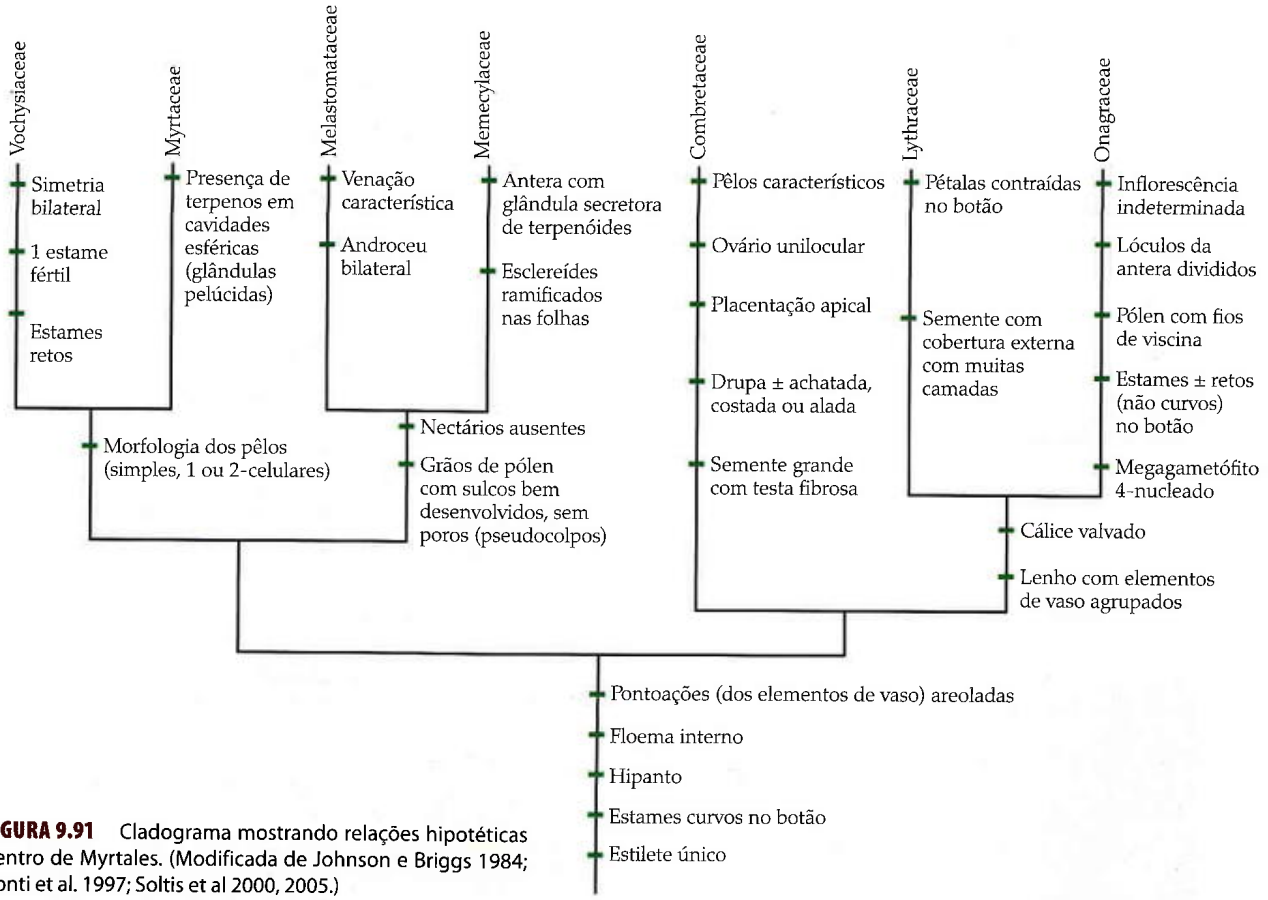


FIGURA 9.91 Cladograma mostrando relações hipotéticas dentro de Myrtales. (Modificada de Johnson e Briggs 1984; Conti et al. 1997; Soltis et al 2000, 2005.)

mente opostas. A localização taxonômica das Myrtales ainda é incerta, mas a ordem deve ser o grupo-irmão das malvídeas (eurosídeas II, Jansen et al. 2006). A ordem consiste em 14 famílias e cerca de 9.000 espécies; as principais famílias são **Lythraceae, Onagraceae, Myrtaceae, Melastomataceae,** Nemecylaceae e **Combretaceae**. Vochysiaceae, uma família sul-americana com uma pétala maior do que as outras, basalmente expandida ou modificada como esporão, e geralmente com um único estame fértil oposto à pétala maior, também pertence a essa ordem, como indicado pela presença de floema interno, hipanto e seqüências de *rbcL* e *ndhF* (Conti 1994a,b). Essa família é próxima de Myrtaceae.

As relações filogenéticas dentro da ordem têm sido estudadas por Johnson e Briggs (1984), que empregaram caracteres estruturais, e por Conti (1994), Conti et al (1996, 1997) e Sytsma et al. (2004), que utilizaram seqüências de *rbcL* e *ndhF*. Nemecylaceae e Melastomataceae são grupos-irmãos cujos grãos de pólen apresentam sulcos sem poros (pseudocolpos) e carecem de nectários florais. Onagraceae e Lythraceae são também grupos-irmãos e partilham a presença de cálice valvado. Myrtaceae deve ser o grupo-irmão do clado Melastomataceae + Nemecylaceae. As afinidades de Combretaceae (Figura 9.91) são ainda incertas, mas ela deve estar associada com Onagraceae e Lythraceae.

Referências adicionais: Baas et al. 2003; Dahlgren and Thorne 1984; Morley 1976; Patel et al. 1984; Tobe 1989; Weberling 1988a.

Lythraceae J. St.-Hilaire
(Família da romã)

Árvores, arbustos ou ervas. Pêlos diversos, às vezes silicificados. *Folhas opostas,* menos freqüentemente verticiladas ou alternas e espiraladas, simples, inteiras, *com venação peninérvea;* estípulas tipicamente reduzidas, com freqüência aparecendo como uma fileira de pêlos diminutos. Inflorescências diversas. *Flores* bissexuais, *freqüentemente distilas ou tristilas,* radiais ou ocasionalmente bilaterais, *com hipanto bem desenvolvido,* freqüentemente associado com um epicálice. *Sépalas geralmente 4-8 livres ou ligeiramente conatas, valvadas,* com freqüência muito espessas. *Pétalas geralmente 4-8, livres,* imbricadas, **comprimidas no botão e onduladas na maturidade,** ocasionalmente ausentes. *Estames (4-) 8-16 (-numerosos), geralmente adnatos ligeiramente abaixo do ápice do hipanto, filetes de comprimentos desiguais;* grãos de pólen geralmente tricolporados, às vezes alternando com sulcos desprovidos de poros. Carpelos 2 a numerosos, conatos, *ovário súpero,* raramente ínfero, com placentação axial; estigma ± capitado. Óvulos 2 a numerosos por lóculo. Nectários com freqüência na base do hipanto. *Fruto geralmente cápsula seca, diversamente deiscente* (Prancha 9.14G), ocasionalmente baga; *sementes geralmente achatadas e/ou aladas,* **testa com tegumento externo composto de muitas camadas,** às vezes com pêlos epidermais que se expandem e se tornam mucilaginosos após serem umedecidos; endosperma ± ausente (Figura 9.92).

FIGURA 9.92 Lythraceae. *Decodon verticillatus:* (A) ramo florido (× 0,5); (B) caule em secção transversal, observe o córtex esponjoso (× 3); (C) unidade da inflorescência (× 4); (D) flor em secção longitudinal, observe a tristilia (neste caso, estilete curto, estames médios e longos) (× 4); (E) ovário em secção transversal (× 8); (F) flor mesostila (× 4); (G) flor longo-estilada (× 4); (H) cápsula com cálice persistente (× 4); (I) semente (× 15); (J) semente em secção, endosperma pontilhado, embrião em branco (× 15); (K, L) embrião em duas vistas (× 15). (Ilustração original preparada para o projeto Generic Flora of the Southeastern U.S. Utilizada com autorização.)

Fórmula floral:

* ou X, K(4–8), C4–8, A4–∞, G(2–∞); cápsula

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída, embora a maioria das espécies seja tropical. Muitas espécies ocorrem em hábitats aquáticos ou semi-aquáticos.

Gêneros/espécies: 30/600. ***Principais gêneros:*** *Cuphea* (275 spp.), *Diplusodon* (72), *Lagerstroemia* (56), *Nesaea* (50), *Rotala* (45) e *Lythrum* (35). Os gêneros que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Ammannia, Cuphea, Decodon, Didiplis, Heimia, Lythrum, Nesaea, Peplis, Rotala* e *Trapa*.

Importância econômica e produtos: diversas espécies de *Cuphea, Lagerstroemia* e *Lythrum* são cultivadas como plantas ornamentais. As bagas de *Punica* (romã) contêm numerosas sementes com envoltório vermelho, carnoso e comestível. *Lythrum salicaria* comporta-se como invasora em regiões temperadas da América do Norte.

Discussão: Lythraceae é facilmente reconhecida e é considerada monofilética com base em caracteres morfológicos (Graham et al. 1993a,b; Johnson e Briggs 1984) e de DNA (Graham et al. 2005). A família é aqui circunscrita de modo amplo, abrangendo *Punica* (que freqüentemente é incluído em Punicaceae), *Sonneratia* e *Duabanga* (freqüentemente incluídos em Sonneratiaceae) e *Trapa* (Trapaceae). Esta ampla delimitação familiar é sustentada tanto por caracteres morfológicos (Graham et al. 1993b) quanto por seqüências de DNA (Conti 1994; Graham et al. 2005). *Sonneratia, Duabanga, Lagerstroemia, Trapa, Lawsonia* e *taxa* afins devem formar um clado caracterizado pelas inflorescências determinadas e estigmas úmidos, enquanto a maioria dos demais gêneros apresenta inflorescências indeterminadas e estigmas secos e um número reduzido de carpelos. *Decodon, Lythrum* e *Pemphis* provavelmente representam linhagens de divergência precoce dentro da família. O hábito herbáceo evoluiu em muitos gêneros especializados de regiões temperadas.

A heterostilia é comum. A maioria das espécies é polinizada por abelhas, coleópteros e moscas. A polinização por aves ocorre em *Cuphea*, onde o hipanto é freqüentemente colorido e apresenta forma de esporão (Prancha 9.14D), e *Sonneratia* é polinizado por morcegos. Néctar e pólen são as recompensas florais. Flores cleistógmas ou quase cleistógamas ocorrem em *Peplis* e *Ammannia*. As sementes de Lythraceae são geralmente dispersas pelo vento ou pela água. Algumas flutuam devido à presença de tecido esponjoso na região mais externa da testa.

Referências adicionais: Ganders 1979; Graham 1964a; Stubbs and Slabas 1982.

Onagraceae A. L. de Jussieu
(Família da *Fuchsia*)

Ervas a arbustos, ocasionalmente árvores; **presença de rafídeos.** Pêlos simples. *Folhas* alternas e espiraladas, opostas ou verticiladas, *simples,* inteiras a serreadas, às vezes lobadas, *com venação peninérvea,* estípulas pequenas a ausentes. **Inflorescências indeterminadas,** terminais ou axilares e solitárias. *Flores* geralmente bissexuais, radiais ou bilaterais, *em geral com hipanto bem desenvolvido que nitidamente se prolonga acima do ovário* (exceto em *Ludwigia*). *Sépalas* (2-) *4* (-7), livres, valvadas. *Pétalas* (2-) *4* (-7), livres, às vezes ungüiculadas, ocasionalmente ausentes, imbricadas, convolutas ou valvadas. *Estames* (1-) *8,* **não curvados no botão, anteras com septos dividindo o tecido esporógeno dentro dos lóculos; grãos de pólen** em mônades, tétrades ou políades, geralmente triporados, ocasionalmente colpados, tricolporados ou biporados, **com característica exina ornamentada e associados com fios de viscina.** *Carpelos geralmente quatro,* conatos; **ovário ínfero,** geralmente com placentação axial; estigma capitado ou clavado a 4-lobado ou 4-ramificado. Óvulos 1 a numerosos por lóculo; **megagametófito 4-nucleado** (isto é, do tipo *Oenothera*). Nectário geralmente próximo da base do hipanto. *Fruto cápsula loculicida,* baga, ou às vezes nucóide pequeno, indeiscente; sementes às vezes aladas ou providas de um tufo de pêlos; endosperma ausente (Figura 9.93).

Fórmula floral:

* ou X, K4, C4, A4 ou 8, G(4); cápsula, baga, noz

Distribuição: amplamente distribuída e especialmente diversa no oeste da América do Norte e na América do Sul.

Gêneros/espécies: 18/655. ***Principais gêneros:*** *Oenothera* (192 spp.), *Epilobium* (183), *Fuchsia* (119), *Ludwigia* (85), *Clarkia* (66) e *Camissonia* (49). *Chamerion, Chylismia, Chylismiella, Circaea, Eulobus, Gayophytum* e *Taraxia* ocorrem na América do Norte.

Importância econômica e produtos: *Fuchsia, Oenothera* e *Clarkia* apresentam espécies que são cultivadas como plantas ornamentais devido às suas vistosas flores (Prancha 9.13C).

Discussão: a monofilia de Onagraceae é sustentada por caracteres morfológicos, bem como por caracteres de seqüências de rDNA e *rbcL* (Hotch et al. 1993; Johnson e Briggs 1984; Sytsma e Smith 1988). As relações infrafamiliares têm sido investigadas por numerosos autores utilizando morfologia e seqüências de sítios de restrição de cpDNA e de *rbcL, ndhF* e ITS (Bult e Zimmer 1993; Conti et al. 1993; Crisci et al. 1990; Hoch et al. 1993; Levin et al. 2003; Raven 1988; Sytsma e Smith 1992; Sytsma et al. 1998a; Wagner e Hoch 2005). Todos esses estudos encontraram que *Ludwigia* é o grupo-irmão dos demais *taxa* da família. Esse gênero carece de hipanto alongado e apresenta um nectário ao redor da base do estilete. O resto da família apresenta apomorfias como a presença de perianto decíduo, flores consistentemente 4-meras (ou 2-meras), hipanto alongado e decíduo e redução na vascularização do carpelo. *Fuchsia* e *Circaea* formam um clado sustentado pelo desenvolvimento incomum do tegumento externo das sementes. *Lopezia* e *Megacorax*

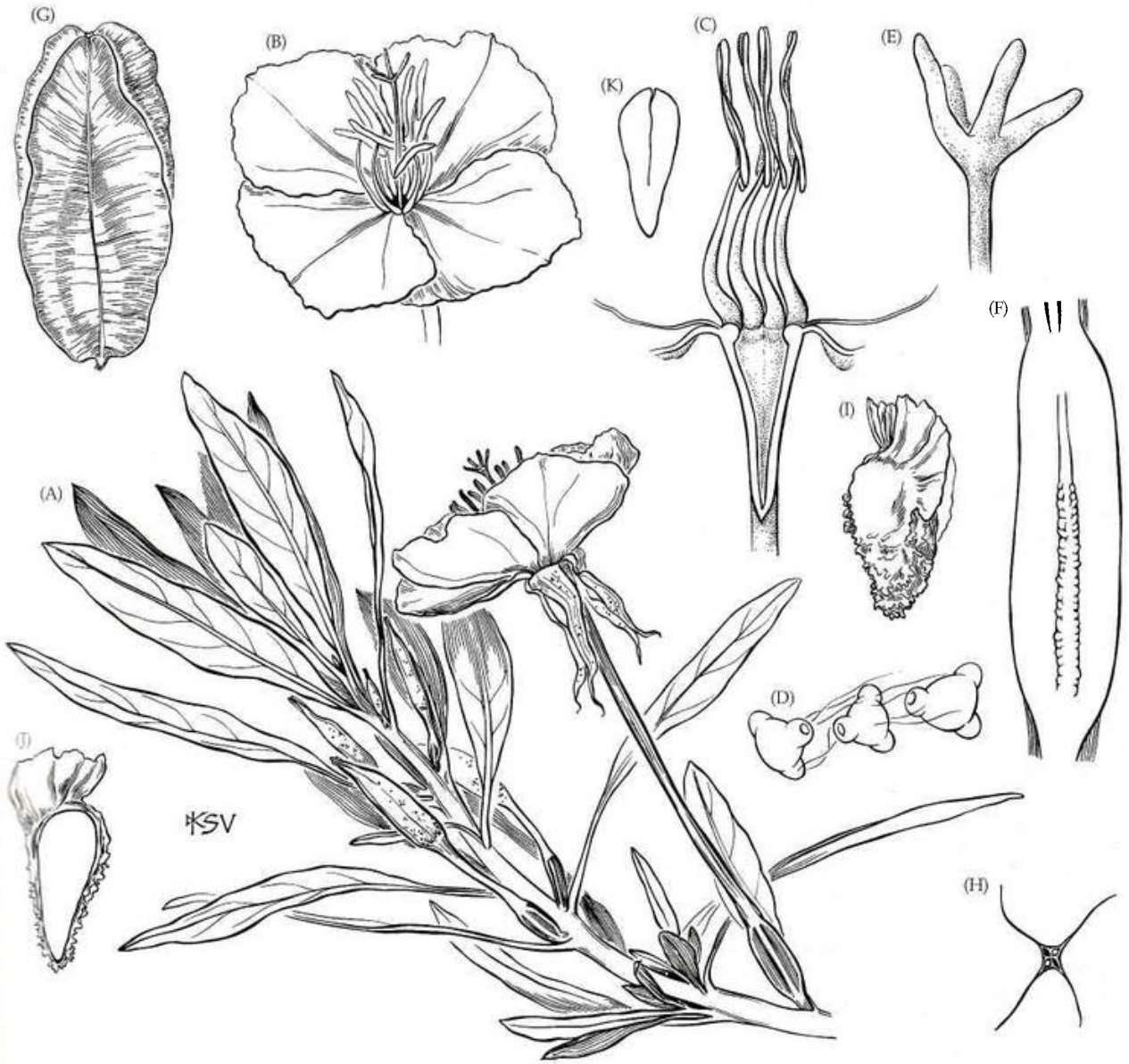


FIGURA 9.93 Onagraceae. *Oenothera macrocarpa*: (A) parte de planta florida (× 0,5); (B) flor em vista dorsal (× 1); (C) flor em secção longitudinal mostrando a inserção dos estames no ápice do hipanto (× 1,5); (D) grãos de pólen conectados por fios de viscina (muito aumentados); (E) estigmas (× 30); (F) ovário em secção longitudinal, com a base do hipanto e a base do estilete, observe os óvulos (× 3); (G) fruto (× 1); (H) fruto em secção transversal (× 1); (I) semente (× 30); (J) semente em secção longitudinal, observe o grande embrião (× 30); (K) embrião (× 30). (Fonte: Wood 1974, *A student´s atlas of flowering plants*, p. 77.)

também formam um clado. Os demais gêneros (p. ex., *Epilobium*, *Chamerion*, *Camissonia*, *Oenothera* – incluindo *Gaura* – e *Clarkia*) formam um clado diagnosticado pela perda das estípulas e a ocorrência de heterozigose por translocação (intercâmbio recíproco de partes de cromossomos não-homólogos; Dietrich et al. 1977). Problemas de delimitação genérica têm sido recentemente esclarecidos em *Camissonia* e *Oenothera*.

Abelhas, mariposas, moscas e aves são polinizadores frequentes de Onagraceae; o néctar é a recompensa floral. Podem ocorrer alogamia e autogamia. A dispersão nos *taxa* com cápsulas é tipicamente efetuada pela água e pelo vento. As bagas de *Fuchsia* são dispersas por aves, e os pêlos em forma de gancho dos pequenos frutos nucóides de *Circaea* promovem o transporte externo. As sementes de *Epilobium* apresentam um tufo de pêlos alongados, enquanto aquelas de *Hauya* são aladas; ambos os gêneros são dispersos pelo vento.

Referências adicionais: Berry et al. 2004; Raven 1979; Skvarla et al. 1978; Tobe and Raven 1983.

Combretaceae R. Brown
(Família da amendoeira-da-praia)

Árvores, arbustos ou lianas, às vezes com troncos eretos e monopodiais sustentando uma série de ramos horizontais e simpodiais. Pêlos diversos, **mas alguns longos, retos e de ponta aguda, unicelulares, de paredes muito espessas e providos de um compartimento interno cônico na base.** Folhas alternas e espiraladas, ou opostas, **inteiras,** *com venação peninérvea, freqüentemente com domácias; pecíolo ou base da lâmina foliar com duas cavidades em forma de garrafa, cada uma contendo um par de glândulas de néctar;* estípulas pequenas ou ausentes. Inflorescências determinadas, terminais ou axilares. Flores uni ou bissexuais (plantas monóicas, dióicas ou polígamas), geralmente radiais, *com hipanto* ligeira ou conspicuamente prolongado além do ovário. *Sépalas geralmente 4 ou 5,* livres ou ligeiramente conatas, imbricadas a valvadas. *Pétalas geralmente 4 ou 5,* livres, imbricadas ou valvadas, às vezes ausentes. *Estames 4-10;* filetes com freqüência longo-exsertos; grãos de pólen tricolporados ou triporados e freqüentemente providos de sulcos sem aberturas. Carpelos 2-5, conatos; **ovário ínfero e unilocular, com placentação apical;** estigma pontuado a capitado. **Óvulos poucos, pêndulos em funículos alongados desde o ápice do lóculo.** Geralmente com disco nectarífero acima do ovário, com freqüência piloso. **Fruto drupa 1-seminada, ± achatada, costada e/ou alada; semente grande, exotesta fibrosa;** embrião geralmente com os cotilédones dobrados ou retorcidos em espiral; endosperma ausente.

Fórmula floral:

*, K4–5, C4–5 ou 0, A4–10, G $\overline{(4–5)}$; drupa (geralmente costada ou alada)

Distribuição e ecologia: distribuição pantropical; *Laguncularia, Lumnitzera* e *Conocarpus* são plantas próprias dos manguezais; outros gêneros ocorrem em savanas ou florestas latifoliadas.

Gêneros/espécies: 20/600. ***Principais gêneros:*** *Combretum* (250 spp.) e *Terminalia* (200). A família está representada nos Estados Unidos por *Bucida, Conocarpus, Laguncularia* e *Terminalia.*

Importância econômica e produtos: algumas espécies de *Terminalia* (amendoeira-da-praia) fornecem frutos comestíveis; outros gêneros apresentam flores ou partes vegetativas vistosas e são cultivados como ornamentais, como acontece com espécies de *Combretum, Quisqualis, Terminalia, Bucida* e *Conocarpus.* Muitos gêneros (p. ex., *Terminalia*) fornecem madeira.

Discussão: tanto caracteres morfológicos (Dahlgren e Thorne 1984, Johson e Briggs 1984) quanto seqüências de *rbcL* (Conti 1994) sustentam a monofilia de Combretaceae.

Via de regra, as flores produzem néctar e atraem insetos, aves ou pequenos mamíferos; o hipanto varia de verde a colorido. Muitas espécies apresentam flores bissexuais, e a polinização cruzada é promovida pela presença de protoginia. No entanto, *Conocarpus erectus* é dióica e apresenta flores agregadas em glomérulos. Em *Laguncularia racemosa,* alguns indivíduos apresentam flores estaminadas e outros apresentam flores bissexuais muito semelhantes com as estaminadas. Em *Terminalia,* as flores podem ser estaminadas ou bissexuais, mas ambos os tipos ocorrem na mesma árvore. As drupas da maioria dos gêneros estão bem adaptadas à dispersão pela água devido à presença de um mesocarpo esponjoso; alguns *taxa* apresentam frutos alados e dispersos pelo vento (Prancha 9.14I), outros apresentam frutos carnosos dispersos por aves ou mamíferos.

A presença de domácias é comum na família, e em geral estão associadas com as nervuras da face abaxial da folha. Tais domácias geralmente são habitadas por ácaros, como ocorre em *Terminalia* e *Conocarpus,* e devem proteger a planta contra fungos ou pequenos herbívoros.

Laguncularia racemosa (mangue branco) apresenta adaptações para o fluxo diário de água salgada. As folhas contêm glândulas excretoras de sal, as sementes germinam quando ainda estão presas na árvore (viviparidade; ver Capítulo 4) e as árvores podem apresentar pneumatóforos (raízes eretas contendo aerênquima que promovem intercâmbio gasoso).

Referências adicionais: Graham 1964b; Stace 1965.

Myrtaceae A. L. de Jussieu
(Família da jabuticaba)

Árvores ou arbustos, freqüentemente com casca esfoliante; **presença de terpenos. Pêlos simples, unicelulares ou bicelulares.** *Folhas opostas ou alternas e espiraladas,* raramente verticiladas, **inteiras,** *em geral com venação peninérvea,* **com glândulas pelúcidas esparsas (isto é, cavidades secretoras esféricas contendo terpenóides e/ou outros compostos resinosos e/ou aromáticos);** estípulas diminutas ou ausentes. Inflorescências determinadas, mas às vezes parecendo indeterminadas, terminais, axilares, às vezes reduzidas a uma flor solitária. Flores geralmente bissexuais, radiais, com hipanto bem desenvolvido. *Sépalas geralmente 4 ou 5,* livres a conatas, imbricadas, às vezes fusionadas em um capuz de deiscência circuncisa ou irregular. *Pétalas geralmente 4 ou 5,* livres a conatas, imbricadas, às vezes fusionadas em um capuz (e então também adnatas às sépalas), às vezes ausentes. *Estames geralmente numerosos,* desenvolvendo-se de fora para dentro da flor, *livres a basalmente conatos em 4 ou 5 fascículos;* anteras freqüentemente providas de conectivo com uma cavidade apical secretora; grãos de pólen geralmente tricolporados, com os sulcos fusionados. Carpelos geralmente 2-5, conatos; *ovário geralmente ínfero a semi-ínfero,* com placentação axial ou, menos freqüentemente, parietal com placentas intrusivas; estigma geralmente capitado. Óvulos 2 a numerosos por lóculo, anátropos a campilótropos. Tecido nectarífero no topo do ovário ou contornando a superfície interna do hipanto. *Fruto geralmente baga ou cápsula loculicida, 1 a plurisseminada,* raramente noz. Embrião com cotilédones pequenos a grandes, às vezes conatos, ou ambos dobrados ou retorcidos; endosperma escasso ou ausente (Figura 9.94).

Fórmula floral:

*, K(4–5), C(4–5), A∞, G$\overline{(2–5)}$; baga, cápsula

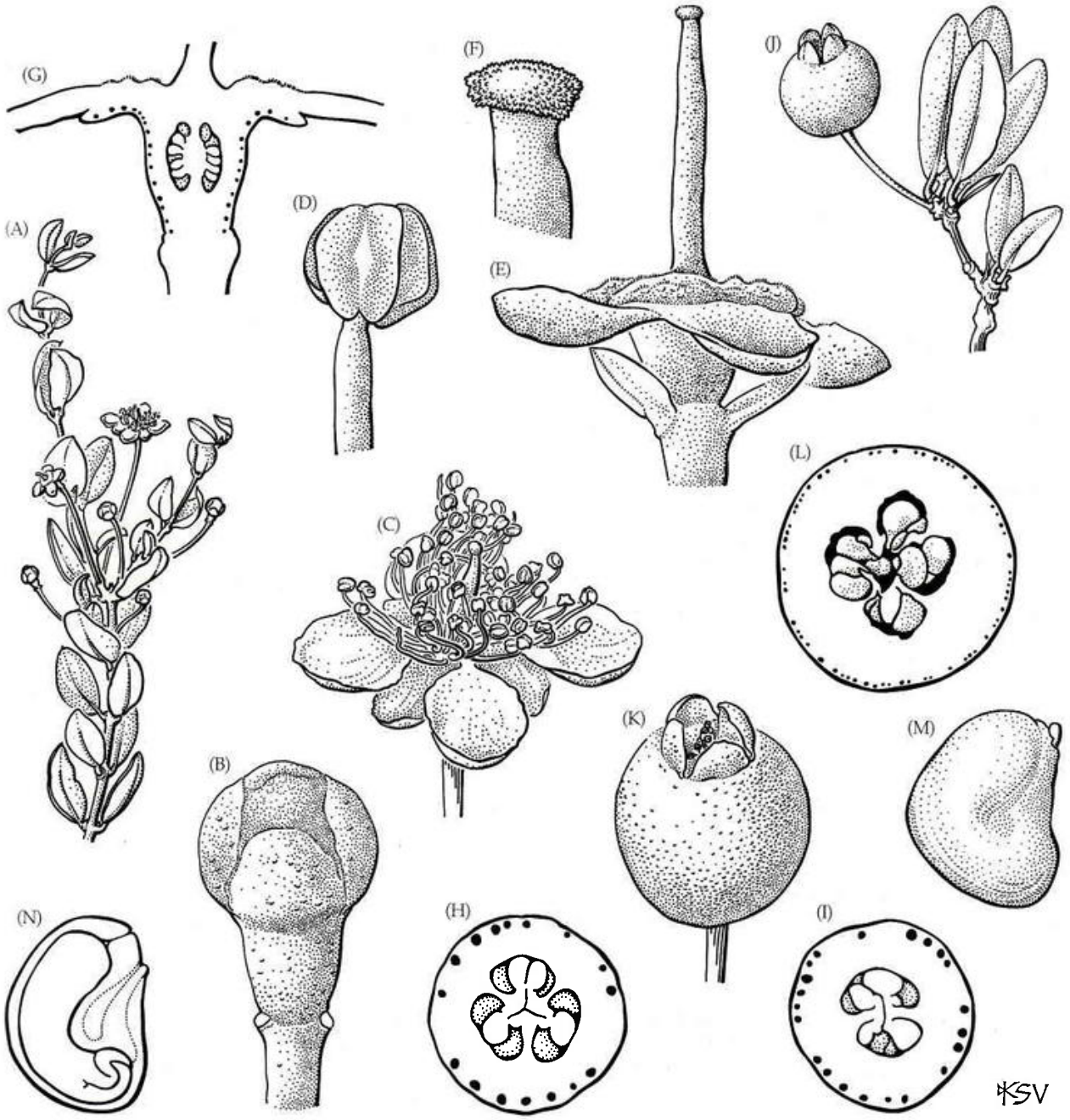


FIGURA 9.94 Myrtaceae. *Mosiera longipes*: (A) ramo florido (× 0,5); (B) botão (× 8); (C) flor (× 5); (D) estame (× 25); (E) gineceu e sépalas (× 8); (F) estigma (× 25); (G) ovário em secção longitudinal, observe os óvulos e cavidades resiníferas (× 8); (H, I) dois ovários em secção transversal, observe as cavidades resiníferas (× 12); (J) ramo com baga (× 1,5); (K) baga (× 3); (L) baga em secção transversal (× 5); (M) semente (muito aumentada); (N) semente em secção, observe o grande embrião. (Ilustração original preparada para o projeto Generic Flora of the Southeastern U.S. Utilizada com autorização.)

Distribuição: pantropical, em grande diversidade de hábitats; também muito diversa na Austrália subtropical.

Gêneros/espécies: 144/4.630. ***Principais gêneros:*** *Eucalyptus* (500 spp.), *Syzygium* (1.200), *Eugenia* (930), *Myrcia* (300), *Melaleuca* (200), *Corymbia* (115), *Psidium* (100) e *Calyptranthes* (100). Todos os gêneros supracitados (exceto *Myrcia*), junto com *Mosiera, Rhodomyrtus* e *Myrcianthes* são nativos ou naturalizados nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: *Eucalyptus* é uma importante fonte de madeira. Muitos gêneros incluem importantes plantas ornamentais com sépalas, pétalas e/ou estames vistosos. Alguns desses gêneros são *Myrtus* (murta),

Eucalyptus, *Callistemon* (escovinha-de-garrafa), *Melaleuca*, *Leptospermum* e *Rhodomyrtus*. O cravo da índia provém dos botões florais de *Syzygium aromaticum* e os frutos de *Pimenta dioica* são a fonte da pimenta da Jamaica. Muitas espécies fornecem frutos comestíveis, por exemplo, *Psidium guajava* (goiaba), *Syzygium jambos* (jambo rosa), *S. malaccense* (jambo), *Myrciaria cauliflora* (jabuticaba), *Eugenia uniflora* (pitanga) e *Acca sellowiana* (feijoa). Óleos aromáticos e anti-sépticos são extraídos de muitas espécies de *Eucalyptus*. *Melaleuca* se comporta como invasora nos Everglades, no sul da Flórida.

Discussão: as relações infrafamiliares desta família distinta e claramente monofilética têm sido estudadas com o auxílio de caracteres morfológicos e de seqüências de DNA (Conti 1994; Johnson e Briggs 1984; Lucas et al. 2005; Sytsma et al. 1998, 2004; Wilson et al. 1996, 2001, 2005). Dois gêneros pequenos, *Heteropyxis* e *Psiloxylon*, constituem o grupo-irmão dos demais *taxa* da família, tendo retido flores perígenas e estames em apenas dois verticilos. Ambos os gêneros apresentam estames eretos no botão (uma possível sinapomorfia) e são às vezes separados de Myrtaceae. As demais Myrtaceae – que aqui chamaremos de Myrtaceae-núcleo – partilham as apomorfias de estames numerosos e ovários pelo menos parcialmente ínferos. Este último grupo tem sido freqüentemente dividido em "Myrtoideae" (com bagas e folhas consistentemente opostas; Prancha 9.14E) e "Leptospermoideae" (com cápsulas ou nozes e folhas alternas ou opostas; Prancha 9.14B). No entanto, "Leptospermoideae" (um complexo principalmente australiano incluindo *Eucalyptus*, *Leptospermum*, *Metrosideros*, *Callistemon* e *Melaleuca*) é basal e parafilética em relação às Myrtaceae-núcleo, enquanto "Myrtoideae" (que inclui gêneros como *Eugenia*, *Psidium*, *Calyptranthes*, *Syzygium* e *Myrcianthes*) é polifilética, pois frutos do tipo baga evoluíram independentemente em dois clados: um clado mirtóide (contendo p. ex., *Acca*, *Calyptranthes*, *Eugenia*, *Psidium*, *Mosiera*, *Myrcianthes* e *Myrtus*) e o grupo *Acmena* (contendo, p. ex., *Acmena* e *Syzygium*).

Os gêneros das Myrtaceae-núcleo podem ser divididos em muitos clados bem sustentados, além dos clados mirtóide e *Acmena* supracitados. *Callistemon* é próximo de *Melaleuca* (grupo *Melaleuca*). *Eucalyptus*, *Corymbia*, *Angophora* e *taxa* afins constituem o grupo *Eucalyptus*, que é sustentado por caracteres de anatomia da madeira. A maioria dos integrantes desse clado desenvolveu diversos tipos de caliptras formadas pela fusão das sépalas e/ou pétalas, mas *Angophora* apresenta pétalas livres. Análises filogenéticas têm demonstrado que *Eucalyptus* sensu lato não é monofilético, e é possível segregar alguns gêneros, tais como *Corymbia* (Steane et al. 2002). Nessas novas delimitações genéricas, dá-se ênfase a caracteres do embrião.

As aromáticas flores de Myrtaceae são polinizadas por diversos insetos, aves ou mamíferos; néctar é a recompensa floral. Em gêneros como *Eucalyptus*, *Melaleuca* e *Callistemon*, os estames são mais conspícuos do que as pétalas e conferem um formato de pincel às flores. Frutos carnosos são dispersos por aves e mamíferos; espécies com frutos capsulares apresentam sementes pequenas e freqüentemente aladas que são dispersas pelo vento ou pela água.

Referências adicionais: Johnson 1976; Schmid 1980; Wilson 1960d.

Melastomataceae A. L. de Jussieu
(Família da quaresmeira)

Árvores, arbustos, lianas *ou ervas;* feixes vasculares geralmente presentes na casca e/ou na medula. Pêlos diversos, com freqüência complexos (p. ex., estrelados, dendríticos, glândulas pedunculadas ou escamas peltadas). *Folhas opostas,* inteiras a serreadas, **geralmente com 2-8 nervuras secundárias subparalelas divergindo na base e convergindo no ápice da folha, em geral conectadas por nervuras terciárias proeminentes ± perpendiculares à nervura mediana** (Prancha 9.14H); estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, terminais ou axilares. Flores geralmente bissexuais, radiais a bilaterais, com hipanto bem desenvolvido. *Sépalas, geralmente 3-6* e ligeiramente conatas, imbricadas a valvadas, às vezes fusionadas em um capuz de deiscência irregular ou circuncisa, às vezes associadas com projeções externas. *Pétalas geralmente 3-6,* geralmente livres e convolutas. *Estames geralmente 6-12,* às vezes dimórficos; *filetes curvos,* **geralmente retorcidos na antese e dispondo as anteras para um dos lados da flor;** anteras às vezes uniloculares, *deiscentes por poros apicais,* às vezes com deiscência longitudinal, *conectivo freqüentemente espessado e provido de apêndices na base;* endotécio efêmero; grãos de pólen geralmente tricolporados, com três sulcos sem poros alternando com as aberturas. Carpelos, geralmente 2-10, conatos; ovário súpero a ínfero, em geral com placentação axial; estigma capitado, pontuado ou ocasionalmente um pouco lobado. Óvulos em geral numerosos por lóculo. *Nectários geralmente ausentes. Fruto cápsula loculicida ou baga; sementes geralmente numerosas e diminutas;* endosperma ausente (Figura 9.95).

Fórmula floral:

X ou *, K(3–6), C3–6, A6–12, G(2–10); cápsula, baga

Distribuição e ecologia: distribuição pantropical, especialmente comum em ambientes tropicais-montanos; com freqüência plantas heliófitas características dos primeiros estágios sucessionais.

Gêneros/espécies: 150/3.000. ***Principais gêneros:*** *Miconia* (1.000 spp.), *Medinilla* (300), *Tibouchina* (240), *Leandra* (175), *Sonerila* (150), *Clidemia* (100) e *Microlicia* (100). *Apenas Rhexia* e *Tetrazygia* ocorrem nos Estados Unidos como nativos.

Importância econômica e produtos: alguns gêneros (*Dissotis, Medinilla, Rhexia* e *Tibouchina*) apresentam espécies ornamentais com flores e/ou folhas vistosas.

Discussão: a monofilia de Melastomataceae é sustentada por caracteres morfológicos (Renner 1993; Johnson e Briggs 1984) e por seqüências de DNA (Clausing et al. 2000; Clausing e Renner 2001; Conti 1994; Michelangeli et al. 2004; Renner 2004; Renner et al. 2001). *Pternandra* é provavelmente o grupo-irmão dos outros gêneros da família (Melastomata-

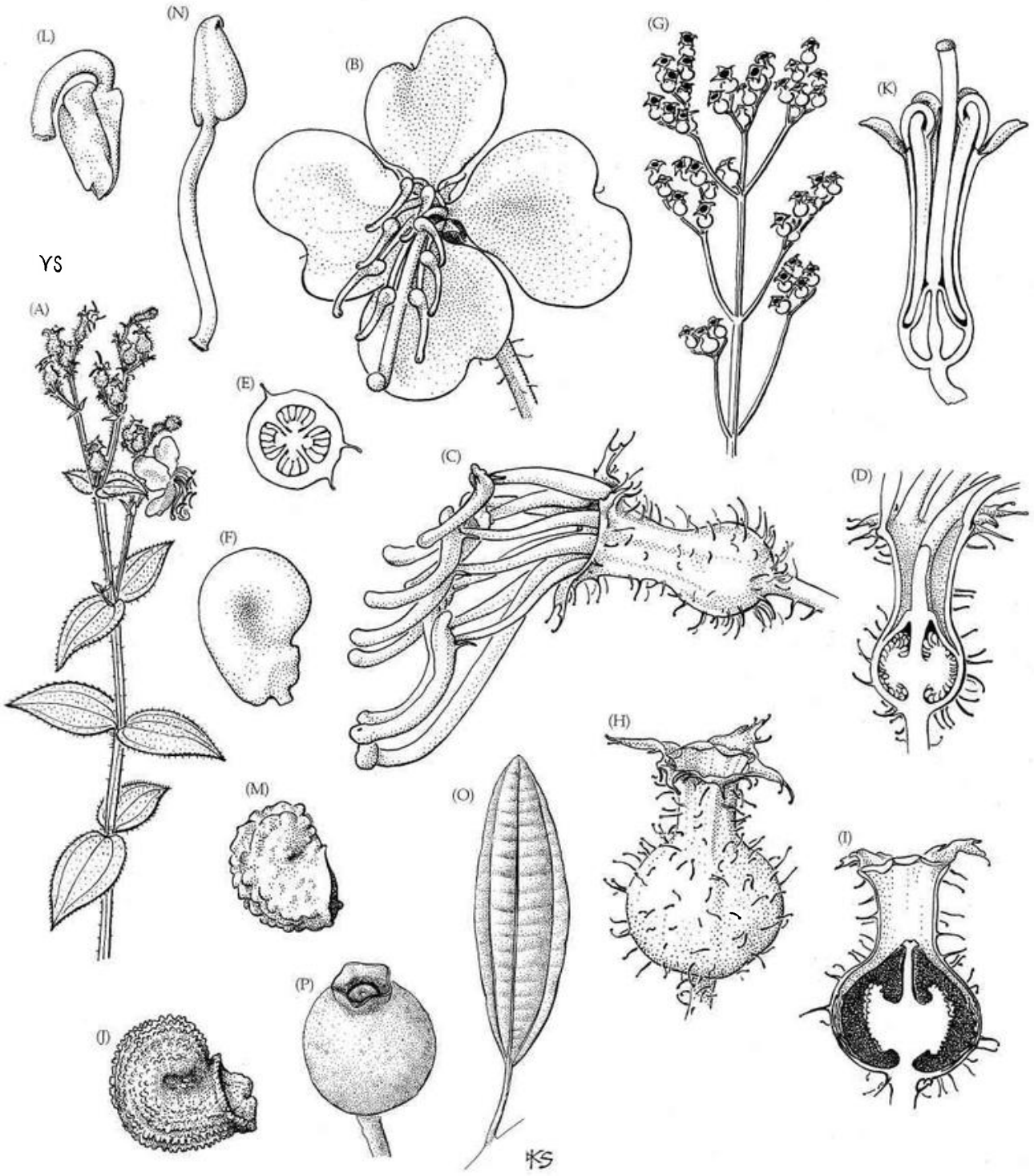


FIGURA 9.95 Melastomataceae. (A-J) *Rhexia virginica*: (A) ápice de planta florida (× 0,7); (B) flor (× 2,5); (C) o mesmo em vista lateral, pétalas removidas para mostrar o hipanto e os estames (× 5,5); (D) hipanto e gineceu em secção longitudinal (× 5,5); (E) ovário em secção transversal (× 5,5); (F) óvulo (× 65); (G) desenho semi-esquemático de infrutescência com folhas e brácteas; os pêlos não foram desenhados (× 0,7); (H) hipanto envolvendo cápsula madura (× 5,5); (I) o mesmo, em secção longitudinal, sementes removidas (× 5,5); (J) semente (× 40). (K) *R. nashii*: botão em secção longitudinal, pétalas removidas para mostrar os estames curvados (× 4). (L-M) *R. nuttallii*: (L) estame de um botão (× 4); (M) semente (× 40). (N) *R. petiolata*: estame de flor aberta (× 16). (O-P). *Tetrazygia bicolor*: (O) folha (× 0,7); (P) baga (× 16). (Fonte: Wurdack e Kral 1982, *J. Arnold Arbor.* 63: pp. 434, 438.)

ceae-núcleo); esse gênero reteve o endotécio, enquanto as Melastomataceae-núcleo o perderam, e a maioria dos gêneros apresenta anteras com deiscência poricida (Clausing e Renner 2001). Os integrantes das Melastomataceae-núcleo são divididos em muitas tribos. A maioria apresenta fruto tipo cápsula, mas a presença de baga é uma sinapomorfia para a grande tribo Miconieae (p. ex., *Miconia, Clidemia, Leandra, Conostegia, Tetrazygia, Tococa* e *Mecranium*). Bagas evoluíram independentemente em *Medinilla* (do complexo Dissochaeteae/Sonerileae) e Blakeeae (*Blakea, Topobea*; Prancha 9.14A). Merianieae (p. ex., *Meriania*) e Rhexieae (*Rhexia*, Prancha 9.14F) são caracterizadas por anteras com conectivos curtos que geralmente apresentam apêndices na região dorsal; Rhexieae apresenta as apomorfias adicionais de anteras uniloculares e sementes em forma de caracol. Melastomateae (p. ex., *Tibouchina, Melastoma, Monochaetum, Dissotis*) apresenta ovários com ápice cônico e com freqüência setoso; essa tribo também apresenta sementes em formato de caracol e deve ser próxima de *Rhexia*.

Em geral, as flores não produzem néctar e são principalmente visitadas por abelhas coletoras de pólen, que vibram ou manipulam as anteras; os característicos apêndices das anteras devem servir de apoio para as patas das abelhas. A maioria das Melastomataceae é alógama facultativa, com o estigma bem separado das anteras. As sementes das espécies com frutos capsulares são dispersas pelo vento ou pela chuva, enquanto aquelas provindas de frutos tipo baga são dispersas por aves, mamíferos, tartarugas ou lagartos. Algumas espécies são secundariamente dispersas por formigas. A presença de apomixia é freqüente em espécies de áreas alteradas.

Algumas espécies (p. ex., *Tococa*) apresentam folhas com grandes cavidades na lâmina ou no pecíolo que são habitadas por formigas. *Mecranium, Calycogonium, Blakea* e muitos outros gêneros apresentam estruturas especiais (diversos tipos de domácias) nas axilas das nervuras secundárias que são habitadas por ácaros predatórios ou consumidores de fungos.

Referências adicionais: Judd 1986,1989; Judd and Skean 1991; Renner 1989b, 1990; Stein and Tobe 1989; Vliet et al. 1981; Whiffin 1972; Wilson 1950; Wurdack 1986; Wurdack and Kral 1982.

Malvídeas (Eurosídeas II)

Brassicales

Brassicaceae Burnett

(= Cruciferae A. L. de Jussieu)

(Família da mostarda e do rabanete)

Árvores, *arbustos ou ervas; produzindo glucosinolatos (glicosídeos do óleo da mostarda) e com células de mirosina;* com freqüência cianogênicos. Pêlos diversos, simples a ramificados, estrelados ou peltados. *Folhas geralmente alternas e espiraladas, às vezes em rosetas basais, simples, com freqüência pinado-partidas ou lobadas, compostas palmadas ou pinadas,* inteiras a serreadas, com venação palmada ou peninérvea, estípulas presentes ou ausentes. *Inflorescências indeterminadas,* ocasionalmente reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. *Flores* geralmente bissexuais, radiais ou bilaterais, em *geral sem brácteas subtendendo-as;* **receptáculo prolongado, formando um ginóforo curto ou alongado** (ou androginóforo). *Sépalas 4, livres. Pétalas 4, livres, com freqüência formando uma cruz,* freqüentemente ungüiculadas e com limbo que se expande abruptamente, imbricadas ou convolutas. *Estames* (2-) *6,* ou numerosos, *todos ± do mesmo comprimento ou os 2 mais externos mais curtos do que os 4 mais internos (tetradínamos);* **filetes alongados** a marcadamente curtos, livres ou conatos em pares; grãos de pólen geralmente tricolporados ou tricolpados. **Carpelos geralmente 2,** conatos; ovário súpero, *com placentação parietal, com freqüência as placentas formam uma borda espessa (replo) ao redor do fruto e freqüentemente estão conectadas por um falso septo (um fino compartimento sem tecido vascular;* Prancha 9.15F) *que divide o ovário em duas câmaras;* estigma capitado, às vezes bilobado. Óvulo 1 a numerosos por placenta, anátropos a campilótropos. Geralmente com glândula ou disco nectarífero. *Fruto baga ou cápsula, freqüentemente com duas valvas que se separam a partir do replo e com freqüência com um septo adicional persistente (então, fruto síliqua),* valvas curtas a alongadas, globosas a achatadas; sementes com ou sem invaginação estreita a larga, ocasionalmente ariladas, *embrião curvo ou dobrado;* endosperma escasso ou ausente (Figura 9.96).

Fórmula floral:

* ou X, K4, C4, A(2–) 6–∞, G(2); baga, cápsula, cápsula semelhante à síliqua, síliqua

Distribuição e ecologia: cosmopolita, porém mais diversa na região Mediterrânea, sudoeste e centro da Ásia e oeste da América do Norte. Muitas espécies ocorrem nos primeiros estágios sucessionais.

Gêneros/espécies: 356/4.130. ***Principais gêneros:*** *Capparis* (350 spp.), *Draba* (350), *Cleome* (200), *Erysimum* (180), *Cardamine* (170), *Lepidium* (170), *Alyssum* (150), *Physaria* (120, incluindo *Lesquerella*), *Arabis* (70), *Heliophila* (70), *Thlaspi* (70), *Rorippa* (70) e *Hesperis* (60). Numerosos gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá, incluindo *Barbarea, Brassica, Cakile, Caulanthus, Capsella, Cochlearia, Descurainia, Dimorphocarpa, Leavenworthia, Physaria, Platyspermum, Polanisia, Schoenocrambe, Stanleya, Streptanthus* e *Warea.*

Importância econômica e produtos: a família contém muitas espécies de plantas alimentícias, tais como *Capparis spinosa* (alcaparra), *Raphanus sativus* (rabanete), *Brassica oleracea* (brócolis, couve-flor) e *Brassica rapa* (couve-chinesa), e muitas outras que são fontes de condimentos, tais como *Brassica juncea* (mostarda-chinesa), *Brassica nigra* (mostarda-preta), *Sinapis alba* (mostarda-branca) e *Armoracia rusticana* (raiz-forte). A mostarda de mesa é preparada a partir da mistura de sementes de mostarda-branca com mostarda-chinesa ou mostarda-preta. Extrai-se óleo vegetal de muitas espécies

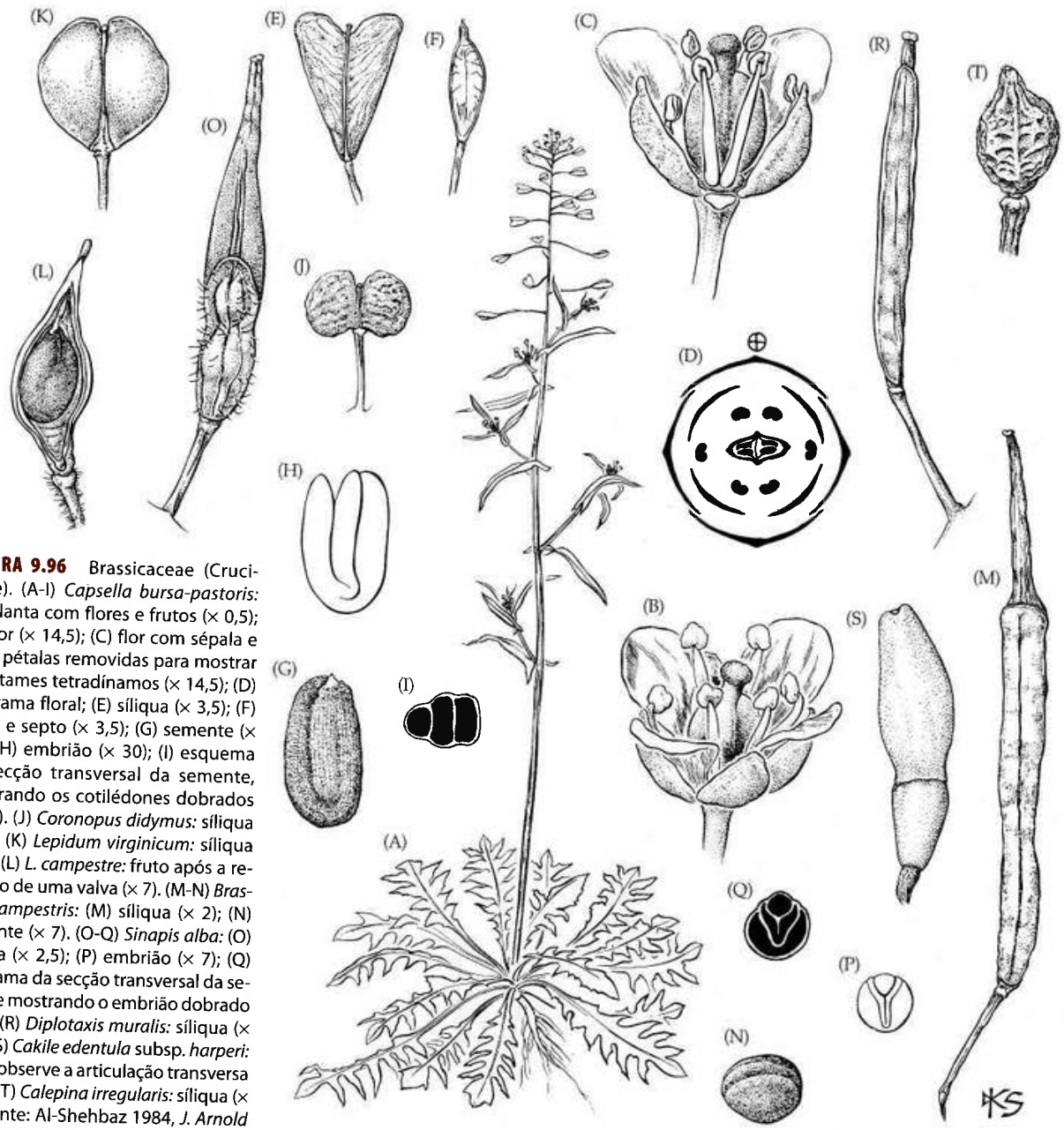


FIGURA 9.96 Brassicaceae (Cruciferae). (A-I) *Capsella bursa-pastoris:* (A) planta com flores e frutos (× 0,5); (B) flor (× 14,5); (C) flor com sépala e duas pétalas removidas para mostrar os estames tetradínamos (× 14,5); (D) diagrama floral; (E) síliqua (× 3,5); (F) replo e septo (× 3,5); (G) semente (× 30); (H) embrião (× 30); (I) esquema da secção transversal da semente, mostrando os cotilédones dobrados (× 30). (J) *Coronopus didymus:* síliqua (× 7). (K) *Lepidum virginicum:* síliqua (× 7). (L) *L. campestre:* fruto após a remoção de uma valva (× 7). (M-N) *Brassica campestris:* (M) síliqua (× 2); (N) semente (× 7). (O-Q) *Sinapis alba:* (O) síliqua (× 2,5); (P) embrião (× 7); (Q) diagrama da secção transversal da semente mostrando o embrião dobrado (× 7). (R) *Diplotaxis muralis:* síliqua (× 3,5). (S) *Cakile edentula* subsp. *harperi:* fruto, observe a articulação transversa (× 2). (T) *Calepina irregularis:* síliqua (× 7). (Fonte: Al-Shehbaz 1984, *J. Arnold Arbor.* 65: p. 368.)

de *Brassica*, especialmente *B. napus* (canola, etc). A família contém numerosas espécies ornamentais, tais como *Cleome* (mussambê), *Hesperis, Erysimum, Iberis, Lunaria, Lobularia, Aurinia* e *Arabis*. *Taxa* ruderais também são comuns, por exemplo, *Alliaria, Capsella* (bursa-pastoris), *Descurainia* e *Lepidium* (agrião). *Arabidopsis thaliana* é a planta mais utilizada em estudos de biologia molecular e experimental.

Discussão: Brassicaceae também pode ser chamada de Cruciferae ("que leva uma cruz"), em referência ao arranjo cruciforme das pétalas (Prancha 9.15D). A família é considerada monofilética com base no ginóforo alongado e nos estames alongados e exsertos, no entanto ambas as estruturas podem ser curtas nos integrantes mais derivados da família (Rodman 1991b; Judd et al. 1994). Sinapomorfias adicionais incluem os tipos de glucosinolatos, a estrutura do retículo endoplasmático (Rodman 1981; Jorgensen 1981) e seqüências de *rbcL* (Rodman et al. 1993).

Brassicaceae é a maior família de Brassicales, uma ordem de 15 famílias caracterizadas pela presença de glucosinolatos, que contêm enxofre. Quando estes compostos reagem com a mirosina (contida em células esféricas especiais) liberam óleos

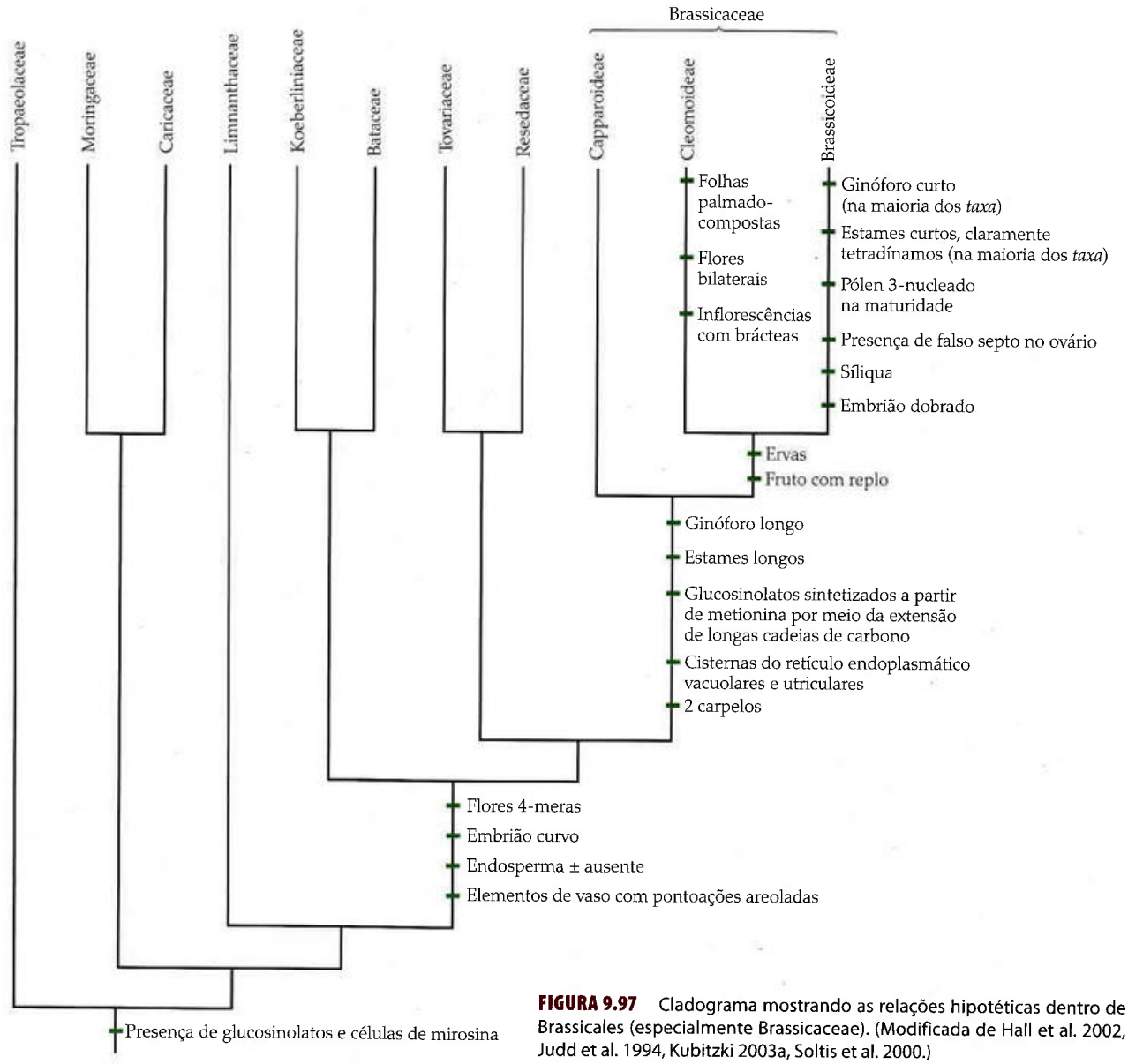


FIGURA 9.97 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Brassicales (especialmente Brassicaceae). (Modificada de Hall et al. 2002, Judd et al. 1994, Kubitzki 2003a, Soltis et al. 2000.)

de mostarda quentes e picantes. A presença de glucosinolatos (e células de mirosina) é sinapomórfica para Brassicales.

Os outros dois únicos *taxa* que contêm estes compostos são *Drypetes* e *Putranjiva* (ver Putranjivaceae e discussão de Euphorbiaceae), portanto acredita-se que óleos de mostarda tenham evoluído duas vezes (Rodman et al. 1998). As relações filogenéticas dentro da ordem têm sido estudadas por meio de análises cladísticas de caracteres morfológicos e de DNA (Rodman 1991b, Rodman et al. 1993, 1996; Judd et al. 1994, Källersjö et al. 1998; Soltis et al. 1997, 2000; Karol et al. 1999; Savolainen et al. 2000b) (Figura 9.97). Brassicaceae é integrante de um subclado morfologicamente distinto de Brassicales, que pode ser diagnosticado pelas flores 4-meras, pelas sementes com embrião curvo ou dobrado e pela ausência ou quase ausência de endosperma, elementos de vaso com pontoações areoladas e sisternas do retículo endoplasmático não-especializadas a vacuolares e ricas em proteína. Tais caracteres "de crucíferas" também aparecem em Resedaceae, Tovariaceae, Koeberliniaceae e Bataceae. As relações entre os clados de divergência precoce, tais como Moringaceae + Caricaceae e Tropaeolaceae + Akaniaceae estão bem sustentadas. Essas famílias retiveram caracteres como flores 5-meras, ovários com placentação axial e embriões retos.

Caracteres morfológicos (Judd et al. 1994; Rodman 1991b) e seqüências de *rbcL* (Rodman et al. 1993; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000) sugerem que *Capparis* e *taxa* afins (isto é, Capparoideae) formam um complexo basal e parafilético dentro de Brassicaceae; no entanto, estudos moleculares mais recentes e intensivos sustentam a monofilia de Capparoideae (Hall et al. 2002), embora a subfamília não apresente

sustentação morfológica aparente. Cleomoideae (*Cleome* e *taxa* afins) e Brassicoideae (as mostardas das regiões temperadas) constituem um grupo monofilético sustentado por hábito herbáceo, fruto com replo e seqüências de DNA (Figura 9.97). A monofilia de Cleomoideae é sustentada pelas folhas palmado-compostas e pelas flores de simetria bilateral, enquanto a monofilia de Brassicoideae é sustentada pela presença de um falso septo no ovário e embriões dobrados (com a perda da invaginação da semente). Os integrantes de Brassicoideae também diferem dos de Cleomoideae por apresentarem pólen fortemente reticulado e colpado (vs. liso e superficialmente reticulado e colporado). A maioria das Brassicoideae apresenta ginóforos curtos a vestigiais e anteras claramente tetradínamas com filetes curtos, mas alguns *taxa* (*Warea* e *taxa* afins) apresentam estames alongados e ginóforo evidente. Os integrantes do clado aqui reconhecido como Brassicoideae são tratados por outros autores em nível de família (como Brassicaceae) e estão distribuídos principalmente em regiões temperadas. Cleomoideae e Capparoideae são predominantemente tropicais e são em conjunto incluídas, por outros autores, em uma "Capparaceae" parafilética. Aqui, adotamos uma delimitação ampla de Brassicaceae, de acordo com o APG (2003).

Gêneros de Brassicoideae com freqüência são difíceis de ser separados e têm sido incluídos em umas 10 tribos pobremente definidas. No passado, delimitações genéricas e tribais deram ênfase na morfologia do fruto, na estivação do cálice, na cor e simetria floral, no formato do estigma, no número de sementes por lóculo, no tipo de dobradura do embrião e no indumento (Al-Shehbaz 1984; Rollins 1993). Portanto é mais fácil identificar espécimes em frutificação do que espécimes floridos. Al-Shehbaz e colaboradores (2006) iniciaram uma reclassificação tribal de acordo com achados moleculares recentes; eles reconhecem cerca de 25 tribos, sendo que Aethionemeae é o grupo-irmão das demais Brassicoideae.

As flores de Brassicaceae freqüentemente são brancas, amarelas ou púrpuro claras a escuras (Prancha 9.15C,D) e são polinizadas por abelhas, moscas, borboletas, mariposas e coleópteros à procura de néctar. Em algumas espécies tropicais de *Capparis*, a polinização é efetuada por aves e morcegos (Prancha 9.15G). A presença de protoginia favorece a polinização cruzada, porém muitas espécies ruderais são autógamas.

As pequenas sementes podem ser explosivamente ejetadas das síliquas como em *Cardamine*, mas na maioria dos gêneros as valvas das síliquas (ou cápsula) apenas caem, expondo as sementes à ação do vento (ou à dispersão secundária pela chuva). Em *Raphanus* e *Cakile*, os frutos se separam em segmentos unisseminados, que são chacoalhados pelo vento e pela água. A presença de asas e sementes diminutas facilitam a dispersão pelo vento, e esta evoluiu muitas vezes dentro de Brassicoideae. Frutos carnosos, como os de *Capparis* (Prancha 9.15G), são dispersos por aves ou mamíferos.

Referências adicionais: Al-Shehbaz 1985a,b, 1987, 1988a,b; Appel and Al-Shehbaz 2003; Ernst 1963a; Kers 2003; Kubitzki 2003; O'Kane and Al-Shehbaz 2003; Rod-man 1991a; Sweeney and Price 2000; Vaughan et al. 1976; Warwick and Black 1993.

Malvales

Malvales é claramente monofilética, como evidenciado pela presença de floema estratificado com fibras e camadas tenras, raios cuneiformes, presença de cavidades e canais de mucilagem, pêlos estrelados, sépalas conatas, dentes foliares do tipo malvóide (Judd e Manchester 1998), ácidos graxos ciclopropenóides e seqüências de *rbcL*, *atpB* e 18S (Alverson et al. 1998a; Bayer et al. 1999; Fay et al. 1998; Källersjö et al. 1998; Savolainen 2000a,b; Soltis et al. 1998, 2000). O complexo sistema vascular dos pecíolos também deve ser sinapomórfico. Os estames freqüentemente são numerosos e desenvolvem-se centrifugamente a partir de uns poucos feixes vasculares (evidência de um aumento secundário a partir de dois verticilos originais). A ordem tem sido variavelmente circunscrita, mas provavelmente consiste em 10 famílias e 3.560 espécies; as

Chave para as Principais Famílias de Malvales

1. Cálice e hipanto coloridos e petalóides; geralmente com floema interno . . . . . Thymelaeaceae
1. Hipanto ausente e cálice geralmente não colorido; floema interno ausente 2
2. Placentação parietal; canais resiníferos ou de mucilagem ausentes; sépalas dimórficas (isto é, 3 grandes e 2 pequenas) mas não em forma de asa . . . . . **Cistaceae**
2. Placentação axial; canais resiníferos ou de mucilagem presentes; sépalas uniformes ou dimórficas, mas não como acima, às vezes em forma de asa. 3
3. Nectários de pêlos glandulares densamente agrupados (geralmente no cálice); anteras sem apêndices; venação peninérvea a palmada; presença de canais de mucilagem e ausência de canais resiníferos; lobos do cálice geralmente não em forma de asa; fruto cápsula loculicida, esquizocarpo, cápsula indeiscente, noz, baga, drupa ou agregado de folículos . . . . . **Malvaceae**
3. Nectários não como acima; anteras com apêndices; venação geralmente peninérvea; canais de mucilagem, às vezes presente e geralmente com canais resiníferos; 2-5 lobos do cálice tornam-se expandidos e com forma alada no fruto; fruto geralmente noz. . . . . **Dipterocarpaceae**

PRANCHA 9.15 Brassicales e Malvales

principais famílias são **Dipterocarpaceae, Cistaceae, Malvaceae** e Thymelaeaceae. Análises filogenéticas de seqüências de DNA situam claramente a ordem dentro das Malvídeas (Eurosídeas II), no entanto muitos sistematas (p. ex., Bessey 1915; Thorne 1992) têm considerado Malvales próxima de Urticales (aqui em Rosales, do clado das Fabídeas) com base na presença em comum de feixes de fibras no floema, folhas alternas freqüentemente com venação palmada e com estípulas.

Malvaceae A. L. de Jussieu
(Família do algodão e das paineiras)

Árvores, arbustos, lianas ou ervas; presença de canais de mucilagem (e também freqüentemente com cavidades de mucilagem). Pêlos diversos, mas em geral estrelados ou com escamas peltadas. Folhas geralmente alternas, espiraladas ou dísticas, simples, com freqüência palmado-lobadas ou compostas palmadas, inteiras a

serreadas, com dentes malvóides (isto é, com a nervura principal não-expandida e terminando no ápice do dente), *com venação palmada* ou ocasionalmente peninérvea; *presença de estípulas.* Inflorescências indeterminadas, mistas ou determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, axilares, **com unidades básicas repetindo-se e portando 3 brácteas, uma das quais sempre é estéril, enquanto as outras subtendem cimas laterais ou flores solitárias.** *Flores* bissexuais ou unissexuais, *geralmente radiais, freqüentemente associadas com brácteas conspícuas que formam um epicálice. Sépalas geralmente 5, livres ou mais freqüentemente conatas, valvadas. Pétalas geralmente 5, livres, imbricadas,* convolutas ou valvadas, às vezes ausentes. *Estames* 5 a *numerosos,* às vezes dispostos sobre um androginóforo curto a alongado; *filetes livres, basalmente conatos e formando fascículos, mas com freqüência fortemente conatos e formando um tubo ao redor do gineceu (monadelfos); anteras 2-loculares ou uniloculares (neste caso, devido a modificações durante o desenvolvimento, a antera parece meia-antera),* geralmente sem apêndices; estaminódios às vezes presentes, às vezes alongados e alternando com estames ou com grupos de estames; grãos de pólen geralmente tricolporados, triporados a poliporados, às vezes claramente espinhosos. *Carpelos 2 a muitos, conatos; ovário súpero, placentação geralmente axial;* estigma(s) capitado(s) ou lobado(s). Óvulos 1 a numerosos por lóculo, anátropos a campilótropos. **Nectários compostos por pêlos glandulares multicelulares densamente agrupados** *sobre as sépalas e às vezes sobre as pétalas ou sobre o androginóforo. Fruto geralmente cápsula loculicida, esquizocarpo, noz, cápsula indeiscente, agregado de folículos,* drupa ou baga; sementes às vezes com pêlos ou ariladas, ocasionalmente aladas; embrião reto a curvo; endosperma presente, freqüentemente com ácidos graxos ciclopropenóides (Figuras 9.98 e 9.99).

Fórmula floral:

*, K(5), C5 ou 0, A (5–∞); G(2–∞); cápsula, esquizocarpo, noz, cápsula indeiscente, folículos

Distribuição: cosmopolita.

Gêneros/espécies: 204/2.330. ***Principais gêneros:*** *Hibiscus* (300 spp.), *Sterculia* (250), *Dombeya* (250), *Sida* (200), *Pavonia* (200), *Grewia* (150), *Cola* (125), *Abutilon* (100), *Triumfetta* (100), *Bombax* (60), *Corchorus* (50) e *Tilia* (45). Gêneros importantes que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Abutilon, Callirhoe, Corchorus, Gossypium, Hibiscus, Kosteletzkya, Malva, Malvastrum, Malvaviscus, Modiola, Pavonia, Sida, Sidalcea, Spharalcea, Triumfetta, Tilia* e *Urena.*

Importância econômica e produtos: a família inclui importantes plantas alimentícias, tais como *Theobroma cacao* (de cujas sementes se extrai o chocolate; Prancha 9.15B), *Cola nitida* e *C. acuminata* (nozes de cola), *Durio zibethinus* (durião) e *Hibiscus esculentus* (quiabo). Alguns gêneros fornecem madeira; a madeira balsa provém de *Ochroma pyramidale.* Os pêlos associados com as sementes de muitas espécies são utilizados como material de preenchimento (a paina é obtida de espécies de *Ceiba* e *Bombax*) ou como fibras (o algodão, obtido de algumas espécies de *Gossypium*). A família contém numerosas espécies ornamentais, incluindo *Tilia* (tília), *Fremontodendron, Dombeya* (astrapéia), *Grewia, Firmiana, Ceiba, Abutilon, Althaea, Hibiscus (hibisco), Pavonia, Malvaviscus, Thespesia* e *Malva.*

Discussão: a família é monofilética e é aqui circunscrita de modo amplo; geralmente tem sido dividida em quatro famílias (Tiliaceae, Sterculiaceae, Bombacaceae e Malvaceae s.s.). A tradicional separação das quatro famílias é arbitrária e inconsistente (Alverson et al. 1998, 1999; Baum et al. 1998; Bayer et al. 1999; Judd e Manchester 1998) e "Tiliaceae", "Sterculiaceae" e "Bombacaceae" não são monofiléticas.

As relações infrafamiliares têm sido investigadas por numerosos sistematas. Análises cladísticas preliminares baseadas em morfologia ou DNA foram efetuadas por Judd e Manchester (1998), La Duke e Doebley (1995), Alverson e colaboradores (1998, 1999), Bayer e colaboradores (1999) e Baum e colaboradores (2004). As relações filogenéticas principais estão sintetizadas na Figura 9.100. Observe que gêneros tradicionalmente incluídos em "Tiliaceae" e "Sterculiaceae" (p. ex., *Tilia, Grewia, Triumfetta, Berrya, Theobroma, Byttneria, Sterculia* e *Waltheria*) freqüentemente retiveram numerosos estames e anteras 2-loculares. Os estames podem ser livres ou conatos e a conação parece ter evoluído mais de uma vez. As relações evolutivas entre essas plantas ainda não estão muito claras, mas muitos grupos monofiléticos podem ser claramente diferenciados (ver Figura 9.100), sendo que alguns não apresentam caracteres morfológicos diagnósticos. O clado contendo *Grewia, Luehea, Corchorus, Triumfetta, Apeiba* e *taxa* afins (Grewioideae) perdeu a fusão do cálice. *Theobroma, Byttneria, Guazuma* e *taxa* afins (Byttnerioideae) deve ser monofilético, e seus integrantes partilham cinco estaminódios alongados com pétalas de formato incomum (com freqüência ungüiculadas e basalmente cuculadas). Dentro desse grupo, *Waltheria* e *Melochia* formam um clado sustentado pela redução do androceu para apenas cinco estames. *Dombeya* também apresenta cinco estaminódios alternos com as pétalas, além de um característico pólen espinhoso. O clado contendo *Sterculia, Cola, Firmiana* e *taxa* afins (Sterculioideae) é sustentado pela presença de características flores unissexuais e apétalas, com ginóforo alongado e gineceu cujos carpelos se separam na maturidade, formando um agregado de folículos.

Os demais integrantes da família constituem um grupo monofilético sustentado pela adnação do androceu com a corola e pela presença, em geral, de meia antera. No entanto, evidências moleculares recentes sugerem que a sinapomorfia para todo esse grupo deve ser a presença de anteras 2-loculares, transversalmente septadas e fortemente conatas (von Balthazar et al. 2004), que durante o desenvolvimento se modificam em muitos *taxa*, parecendo uniloculares (deiscentes por uma única fenda). Os gêneros tradicionalmente incluídos em "Bombacaceae" formam um grupo não-monofilético, embora um subgrupo de "Bombacaceae" (*Adansonia, Pachira, Ceiba, Bombax, Pseudobombax* e *taxa* afins, aqui incluídos em Bombacoideae) deve ser monofilético e sustentado pelas folhas palmado-compostas e pelo pólen achatado, de formato triangular e desprovido de espinhos. O maior grupo dentro do clado com meia antera inclui Malvaceae na sua delimita-

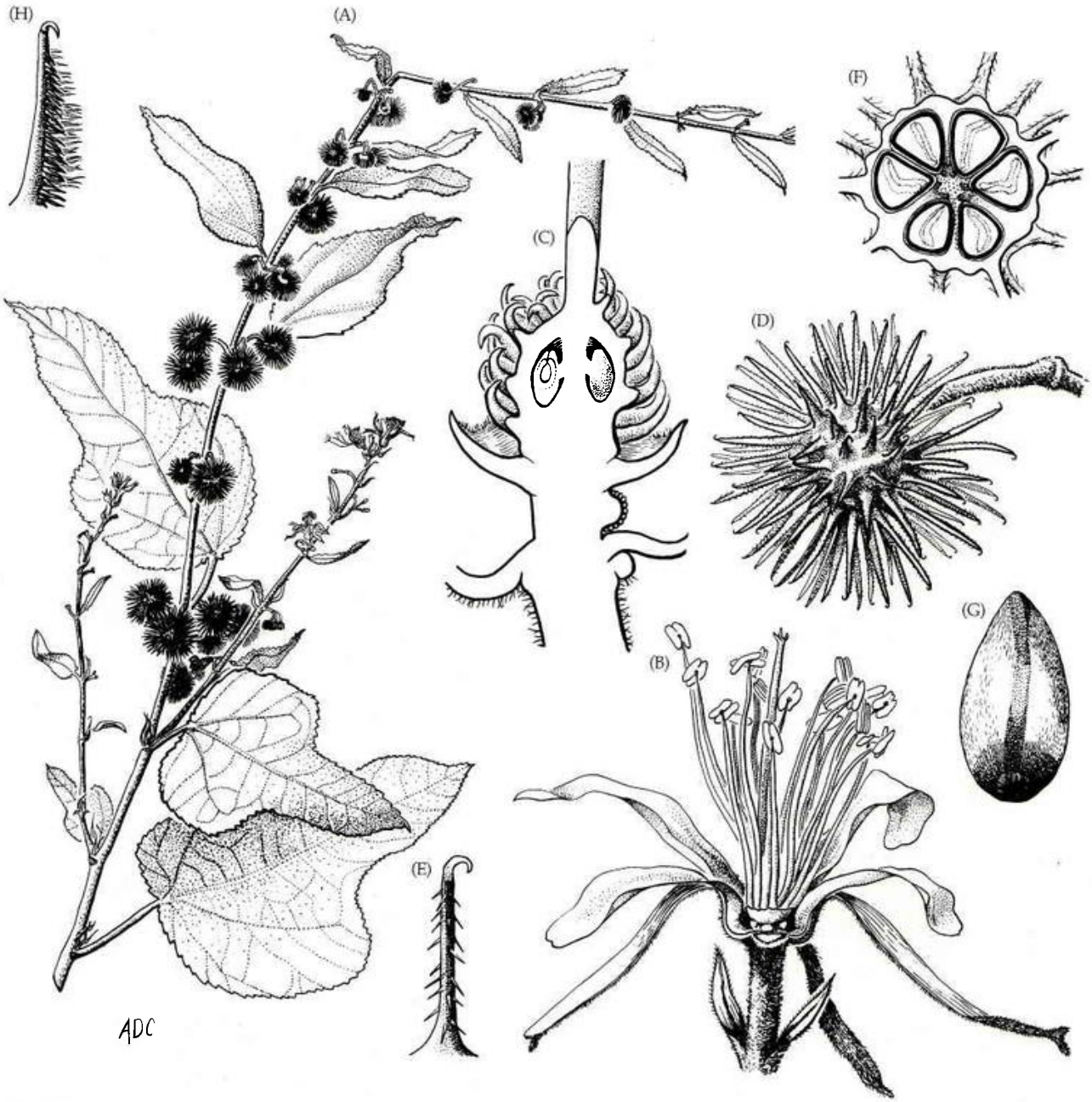


FIGURA 9.98 Malvaceae (representantes do complexo com estames livres). (A-G) *Triumfetta semitriloba:* (A) ramo com flores e frutos (× 1,5); (B) flor com duas sépalas e uma pétala removida (× 17); (C) flor em secção longitudinal, com estames removidos (× 50); (D) fruto (× 8,5); (E) espinho do fruto (× 17); (F) fruto em secção transversal mostrando as sementes (× 11); (G) semente (× 22). (H) *T. pentandra:* acúleo do fruto (× 17). (Fonte: Brizicky 1965, *J. Arnold Arbor.* 46: p.301.)

ção tradicional (aqui Malvoideae). A monofilia de Malvoideae é sustentada pela presença de pólen globoso espinhoso, tubo estaminal com cinco dentes apicais, epicálice bem desenvolvido e por sítios de restrição de cpDNA (La Duke e Doebley 1995). Análises moleculares adicionam muitos gêneros nesse clado (*Quararibea, Matisia* e *Fremontodendron*). Dentro de Malvoideae, os gêneros com cápsulas loculicidas e muitas sementes (p. ex., *Hibiscus, Gossypium, Thespesia*) formam um complexo basal e parafilético (ver Figura 9.100). A perda dos dentes apicais da coluna estaminal e os caracteres moleculares são diagnósticos para Malveae (p. ex., *Malva, Sida, Callirhoe, Abutilon e Spharalcea*). Essas plantas também são caracterizadas pelos frutos esquizocárpicos e pela presença de 1 ou 2 óvulos por carpelo, mas tais caracteres também evoluíram paralelamente em gêneros como *Malvaviscus, Pavonia* e *Urena* (muito próximo de *Hibiscus*); esses gêneros apresentam carpelos estéreis alternando com os férteis, fazendo com que o número de estiletes seja o dobro do número de lóculos do ovário. Muitos gêneros não são monofiléticos (Pfeil et al. 2005; Tate et al. 2004).

FIGURA 9.99 Malvaceae (representante do clado monadelfo e com pólen espinhoso) *Kosteletzkya virginica:* (A) ramo florido (× 0,5); (B) flor (× 1); (C) ápice da coluna estaminal com os estiletes sobrepassando-a, observe os meio-estames e os dentes representando os estaminódios (× 10); (D) ovário em secção transversal, cada lóculo com um óvulo (× 8); (E) cápsula com cálice (× 4); (F) semente (× 7). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 69.)

As flores de Malvaceae são morfologicamente diversas e atraem abelhas, vespas, formigas, moscas, mariposas, aves e morcegos (Prancha 9.15A,H). O néctar é a recompensa floral e ele é geralmente secretado na superfície interna das sépalas conatas. A maioria das espécies é alógama. A dispersão é extremamente variada. Espécies com frutos capsulares apresentam sementes pequenas dispersas pela água ou pelo vento; elas às vezes apresentam estruturas especializadas, tais como pêlos ou asas. Muitas espécies com folículos (p. ex., *Sterculia*) apresentam sementes cuja cor contrasta com a parede interna do folículo, o que promove a dispersão por aves. Em *Firmiana*, o folículo se abre precocemente durante o desenvolvimento e forma uma estrutura seca, em forma de asa, que promove a dispersão pelo vento. Espécies com esquizocarpos se dispersam sozinhas ou externamente por meio de aves e mamíferos. As grandes cápsulas indeiscentes de *Adansonia* contêm uma polpa carnosa levemente amarga e comestível que atrai grandes mamíferos que atuam como dispersores. As nozes de *Tilia* estão dispostas sobre uma cima que geralmente está adnata a uma bráctea conspícua, em forma de asa; a infrutescência inteira, incluindo as brácteas associadas, é dispersa pelo vento. Frutos carnosos e sementes ariladas geralmente são dispersos por mamíferos ou aves.

Referências adicionais: Bayer 1998, 1999; Bayer and Kubitzki 2003; Brizicky 1965a, 1966a; Fryxell 1988; van Heel 1966; Whitiodc et al 2001.

Cistaceae A. L. de Jussieu
(Família da rosa-das-rochas)

Arbustos ou ervas, com taninos, *pêlos geralmente estrelados* ou com escamas peltadas. Folhas opostas ou alternas e espiraladas, simples, inteiras, com venação geralmente peninérvea, às vezes reduzidas e com uma única nervura; estípulas presentes ou ausentes. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. Flores bissexuais, radiais. *Sépalas 5,* **as 2 mais externas mais estreitas do que as 3 mais internas,** ou apenas 3, livres a conatas. *Pétalas 5 (-3), livres,* **geralmente onduladas,** imbricadas, em geral

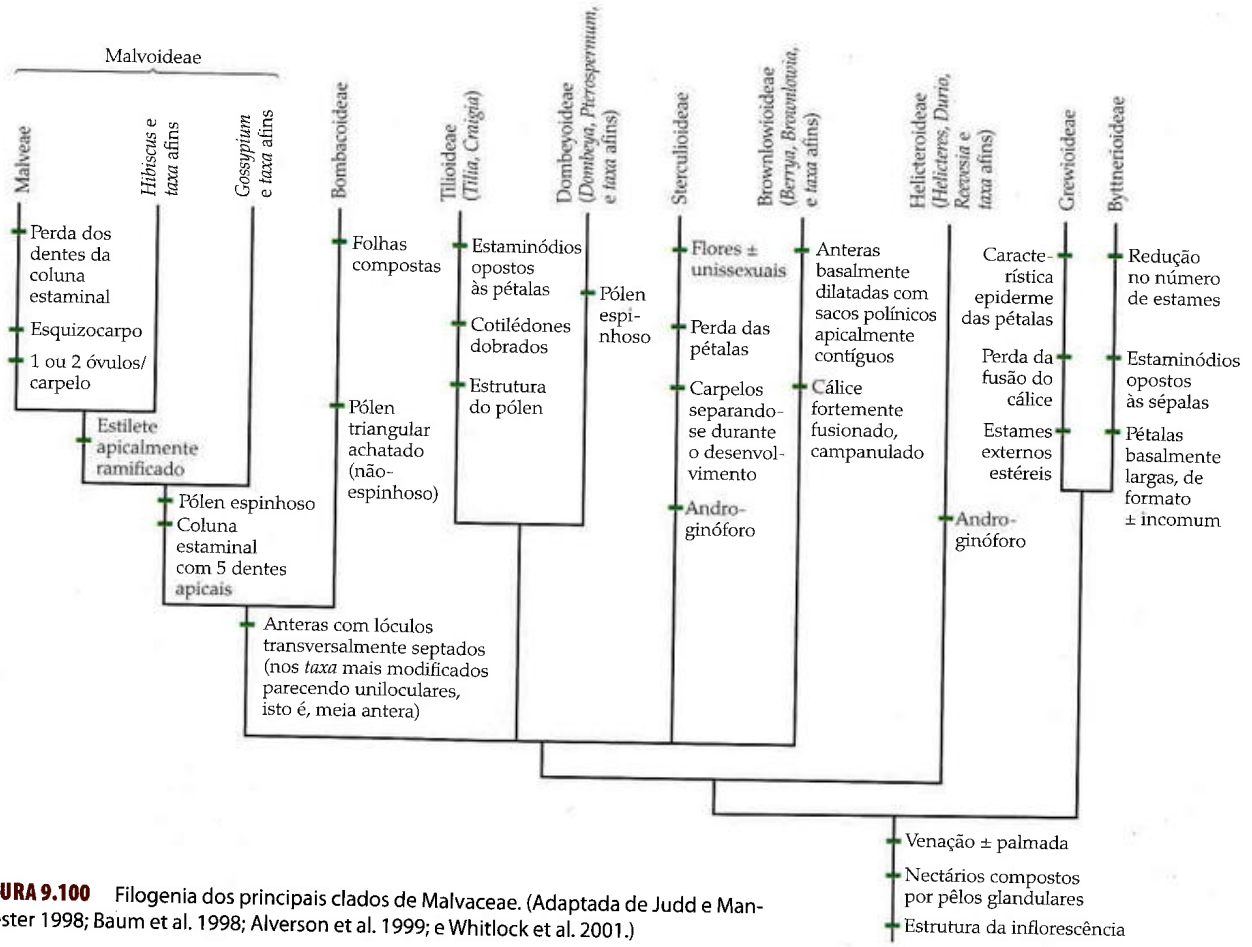


FIGURA 9.100 Filogenia dos principais clados de Malvaceae. (Adaptada de Judd e Manchester 1998; Baum et al. 1998; Alverson et al. 1999; e Whitlock et al. 2001.)

convolutas. *Estames geralmente numerosos; filetes livres;* anteras 2-loculares; grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos geralmente 3,* conatos; ovário súpero, *placentação parietal,* as placentas freqüentemente intrusivas; estigma pontuado a capitado, freqüentemente 3-lobado. Óvulos geralmente 4 a numerosos por placenta, geralmente ortótropos. Presença de disco nectarífero. *Fruto cápsula loculicida;* embrião diversamente curvado ou dobrado.

Fórmula floral: *, K(3+2), C5, A∞, G(3); cápsula

Distribuição: família amplamente distribuída em regiões temperadas, especialmente diversa no Mediterrâneo; plantas geralmente de solos arenosos ou pedregosos.

Gêneros/espécies: 8/200. ***Principais gêneros:*** *Helianthemum* (80 spp.), *Crocanthemum* (24) e *Lechea* (17). Os dois últimos gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá, junto com *Hudsonia* e *Cistus*.

Importância econômica e produtos: *Cistus, Helianthemum* (rosa-das-rochas) e *Hudsonia* (Prancha 9.15E) apresentam espécies que são cultivadas como ornamentais.

Discussão: a monofilia de Cistaceae pode ser sustentada pelo característico cálice. A família mais próxima deve ser Dipterocarpaceae, e ambas as famílias apresentam cálice imbricado, endosperma amiláceo e anatomia da testa da semente semelhantes (Kubitzki e Chase 2003). As relações filogenéticas dentro de Cistaceae são pouco compreendidas, mas *Fumana* e *Lechea* devem ser clados de divergência precoce. *Crocanthemum,* um gênero do Novo Mundo, é muito provavelmente parafilético (pois contém o especializado gênero *Hudsonia*) e é diferente do gênero *Helianthemum,* do Velho Mundo (Arrington e Kubitzki 2003).

As flores de Cistaceae podem ser vistosas (com freqüência amarelas brilhantes), atraindo abelhas, moscas ou coleópteros, ou podem ser inconspícuas e autógamas. As flores geralmente abrem durante as horas de mais sol e permanecem abertas por curto período. As pequenas sementes são dispersas pelo vento ou pela chuva.

Referências adicionais: Brizicky 1964c; Nandi 1998.

Dipterocarpaceae Blume
(Família do *Dipterocarpus*)

Árvores; em geral com canais resiníferos ramificados na medula, lenho e casca, às vezes com canais de mucilagem no córtex e na medula; com taninos, *triterpenos e sesquiterpenos.* Pêlos

geralmente fasciculados, glandulares ou com escamas peltadas. *Folhas alternas, freqüentemente dísticas, simples, inteiras, com venação peninérvea, muitas vezes com domácias; presença de estípulas.* Inflorescências indeterminadas ou determinadas, em geral axilares. Flores geralmente bissexuais, radiais, sem epicálice. *Sépalas 5, geralmente conatas,* imbricadas. *Pétalas 5, ± livres,* imbricadas e convolutas. *Estames (5-) 10-numerosos,* ocasionalmente sobre um androginóforo; filetes livres ou ligeiramente conatos; *anteras 2-loculares,* **com apêndice terminal desenvolvido a partir do conectivo;** grãos de pólen tricolpados ou tricolporados. Carpelos 2-4 (-5), conatos; ovário súpero, ocasionalmente quase ínfero, com placentação axial; estigma capitado ou lobado. Óvulos 1-4 por lóculo. Presença de nectário glandular. *Fruto geralmente noz,* **com cálice persistente, com 2-5 lobos tornando-se expandidos** *e geralmente com formato de asa.* Sementes sem endosperma.

Fórmula floral:

* K(5), C5, A(10–∞), G(2–4), noz (com cálice alado)

Distribuição e ecologia: família especialmente diversa na Ásia tropical e na Indomalásia, onde são freqüentemente elementos florísticos dominantes em florestas pluviais e sazonais, mas ocorrem também na África e no norte da América do Sul.

Gêneros/espécies: 17/550. ***Principais gêneros:*** *Shorea* (195 spp.), *Hopea* (100), *Dipterocarpus* (70) e *Vatica* (75). A família não ocorre na América do Norte.

Importância econômica e produtos: muitos gêneros, especialmente *Shorea, Hopea, Dipterocarpus* e *Vatica,* possuem importantes espécies com madeira de lei.

Discussão: a monofilia de Dipterocarpaceae (com a possível exceção de *Pakaraimaea*) é sustentada por caracteres morfológicos e evidências moleculares (Dayanandan et al. 1999; Ashton 2003; Kubitzki e Chase 2003). A família é dividida em três grupos monofiléticos, dois dos quais (Monotoideae e Pakaraimoideae) são pequenos (totalizando cerca de 35 espécies em conjunto), e o terceiro, Dipterocarpoideae, contém as demais espécies. Monotoideae (*Monotes, Marquesia, Pseudomonotes;* ocorrem na África tropical, Madagascar e Colômbia, na América do Sul) e Pakaraimoideae (*Pakaraimaea;* restrita aos tepuis, no norte da América do Sul) apresentam caules desprovidos de canais resiníferos, porém com canais de mucilagem na medula, pólen tricolporado e sépalas igualmente expandidas. Monotoideae é separada de Pakaraimoideae pelas pétalas maiores (vs. curtas) do que as sépalas, pelas flores com androginóforo (vs. ausência de androginóforo) e por diferenças na anatomia do lenho. A grande e diversa Dipterocarpoideae é diagnosticada pela presença de canais resiníferos ramificados, pela ausência de canais de mucilagem na medula, pelo pólen tricolpado e por dois ou três lobos do cálice conspicuamente expandidos, em forma de asa. As relações filogenéticas dentro de Dipterocarpoideae têm sido estudadas por Dayanandan et al. (1999), Yulita et al. (2005) e Gamage et al. (2006).

As flores são polinizadas por diversos insetos. Os lobos do cálice modificados como asas auxiliam na dispersão das nozes pelo vento; no entanto, os frutos são muito pesados e em geral são dispersos a curtas distâncias.

Referências adicionais: Londono et al. 1995; Maguire and Ashton 1977; Morton 1995.

Sapindales

Sapindales é claramente monofilética, como indicado pelas sinapomorfias de folhas pinado-compostas (ocasionalmente tornando-se palmado-compostas, trifolioladas ou unifolioladas) e flores providas de disco nectarífero evidente. São plantas lenhosas, com folhas alternas espiraladas desprovidas de estípulas e flores geralmente pequenas 4 ou 5-meras com peças periânticas imbricadas. A monofilia da ordem é fortemente sustentada por análises baseadas em caracteres de *rbcL, atpB* e 18S (Chase et al. 1993; Gadek et al. 1996; Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 1998, 2000). A ordem consiste em 9 famílias e cerca de 5.800 espécies; as principais famílias são **Anacardiaceae, Burseraceae, Meliaceae, Rutaceae, Sapindaceae** e **Simaroubaceae.**

Com base em seqüências de DNA (Gadek et al. 1996; Soltis et al. 2000), Anacardiaceae e Burseraceae claramente formam um clado que também é sustentado pela presença de canais resiníferos e biflavonóides nas folhas. Um clado formado por Meliaceae + Rutaceae + Simaroubaceae é sustentado por seqüências de DNA e pela presença de triterpenóides amargos (Figura 9.101). Estudos de DNA indicam que Simaroubaceae, na sua delimitação tradicional, é polifilética, e essa família é aqui definida de um modo restrito. Picramniaceae (geralmente incluída em Simaroubaceae) não pertence à ordem (Fernando et al. 1995; Fernando e Quinn 1995; Soltis et al. 1998, 2000), sendo, na verdade, uma rosídea basal.

Rutaceae A. L. de Jussieu
(Família dos cítricos)

Em geral árvores ou arbustos, às vezes com espinhos ou acúleos; *geralmente com substâncias triterpenóides amargas,* alcalóides e compostos fenólicos; **com glândulas pelúcidas esparsas contendo óleos aromáticos.** Pêlos diversos. *Folhas alternas e espiraladas,* ou opostas, raro verticiladas, *geralmente pinado-compostas ou reduzidas e trifolioladas ou unifolioladas,* ocasionalmente palmado-compostas, *folíolos com glândulas pelúcidas, especialmente próximo à margem,* inteiros a crenados, com venação peninérvea; estípulas ausentes. Inflorescências em geral determinadas, ocasionalmente reduzidas a uma flor solitária, terminais a axilares. Flores bissexuais ou unissexuais (plantas monóicas a dióicas), geralmente radiais. *Sépalas geralmente 4 ou 5,* livres a ligeiramente conatas na base. *Pétalas geralmente 4 ou 5, livres* ou às vezes conatas, em geral imbricadas. Estames geralmente 8-10, às vezes numerosos; filetes geralmente livres, mas às vezes basalmente conatos, glabros ou pubescentes; grãos de pólen, geralmente 3-6 colporados. *Carpelos geralmente 4 a 5 ou muitos, em geral completamente conatos e com um único estilete,* mas ocasional-

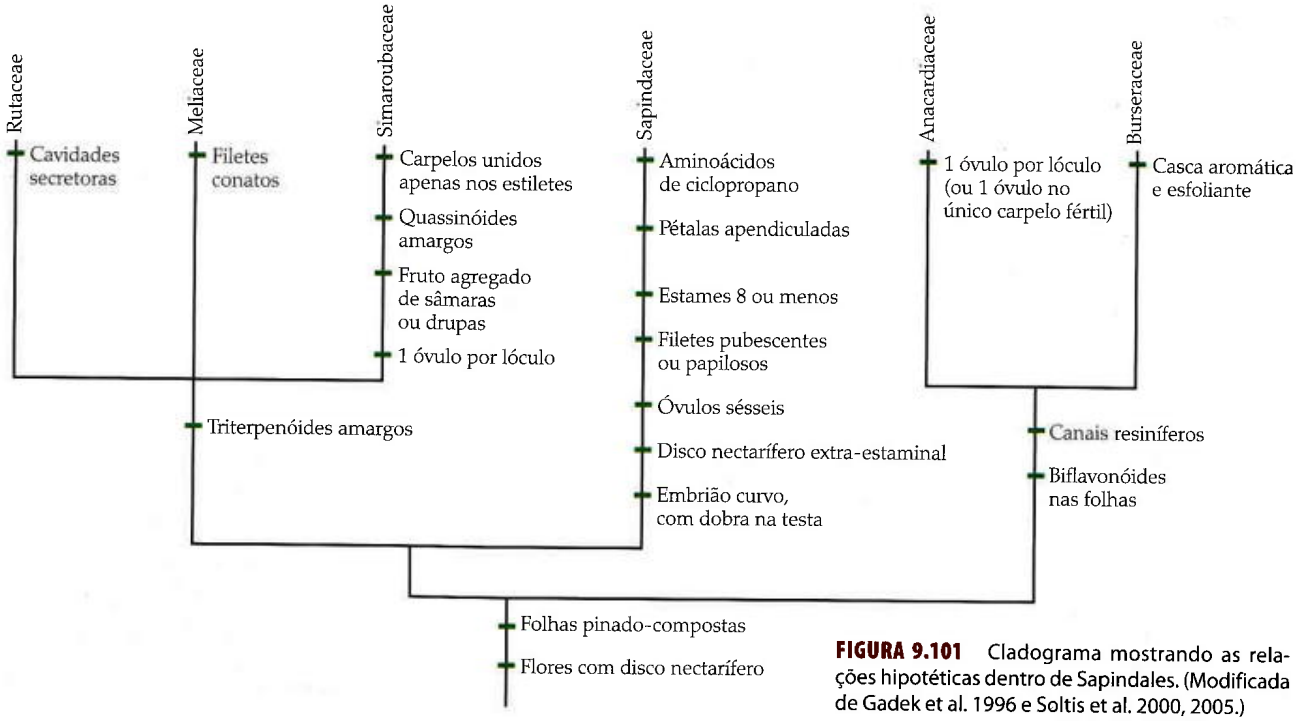


FIGURA 9.101 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Sapindales. (Modificada de Gadek et al. 1996 e Soltis et al. 2000, 2005.)

mente com ovários livres e carpelos ± aderentes nos estiletes; ovário súpero, em geral com placentação axial; estigmas diversos. Óvulos 1 a muitos por lóculo. *Presença de disco nectarífero intra-estaminal. Fruto drupa, cápsula, sâmara, agregado de folículos, ou baga diversamente desenvolvida* (isto é, com mesocarpo homogêneo, ou claramente heterogêneo com casca dura a coriácea, com ou sem compartimentos e polpa derivada da parede do ovário ou de pêlos multicelulares preenchidos com suco); embrião reto a curvo; endosperma presente ou ausente (Figura 9.102).

Fórmula floral:

*, K(4–5), C(4–5), A(4–∞), G(4–∞); baga, drupa, sâmara, agregado de folículos, cápsula

Distribuição: praticamente cosmopolita, mas sobretudo em regiões tropicais e subtropicais.

Gêneros/espécies: 155/930. ***Principais gêneros:*** *Zanthoxylum* (200 spp.), *Agathosma* (180) e *Ruta* (60). Gêneros importantes que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Zanthoxylum, Amyris, Ptelea, Cneoridium, Poncirus* e *Citrus*.

Importância econômica e produtos: muitas espécies do gênero *Citrus* (laranjas, tangerinas, limas, limões) são apreciadas pelos seus frutos comestíveis (Prancha 9.16H). Os frutos de *Fortunella* (kunquat) e *Casimiroa* (sapote branco) também são consumidos. *Ruta* (arruda) e *Zanthoxylum* (Prancha 9.16B), *Citrus* e *Casimiroa* são utilizados na medicina. As famílias contêm numerosos *taxa* ornamentais, tais como *Murraya, Phellodendron, Poncirus, Severinia* e *Triphasia*. Os característicos compostos resinosos de Rutaceae são inflamáveis, e a madeira de alguns gêneros (p. ex., *Amyris*) é utilizada na fabricação de tochas e como combustível. *Zanthoxylum* e *Chloroxylon* fornecem madeira de qualidade.

Discussão: Rutaceae é aqui amplamente definida e sua monofilia é sustentada pela presença de cavidades contendo óleos aromáticos que aparecem na forma de glândulas pelúcidas no mesofilo e outros tecidos tenros, bem como por seqüências de *rbcL* e *atpB* (Gadek et al. 1996; Morton et al. 2003; Chase et al. 1999). Tradicionalmente, as subfamílias são principalmente separadas pelo tipo de fruto, pelo número de carpelos e pelo grau de conação dos carpelos. É improvável que essas subfamílias sejam monofiléticas (Morton et al. 1996; Chase et al. 1999), exceto por Aurantioideae (Citroideae, incluindo *Citrus, Fortunella, Poncirus, Casimiroa, Atalantia, Aegle* e *taxa* afins), um grupo caracterizado pelas bagas globosas e pelo número cromossômico básico de nove. Com freqüência, as delimitações genéricas desse grupo são problemáticas, especialmente nos *taxa* com bagas com vesículas de suco (p. ex., *Citrus, Poncirus, Fortunella, Eremocitrus* e *Microcitrus*). Uma Toddalioideae recircunscrita (incluindo *Casimiroa, Zanthoxylum, Amyris, Phellodendron* e *taxa* afins) também deve ser monofilética, e as plantas dessa subfamília apresentam frutos com endocarpo fibroso, geralmente formando folículos, cápsulas ou drupas com um a muitos caroços.

A família é notável pela variação nos tipos de frutos, incluindo bagas com casca coriácea (hesperídio, em *Citrus* e *Poncirus*), bagas com casca dura (*Aegle*), bagas típicas com polpa ± homogênea (*Triphasia*), sâmaras (*Ptelea*), drupas

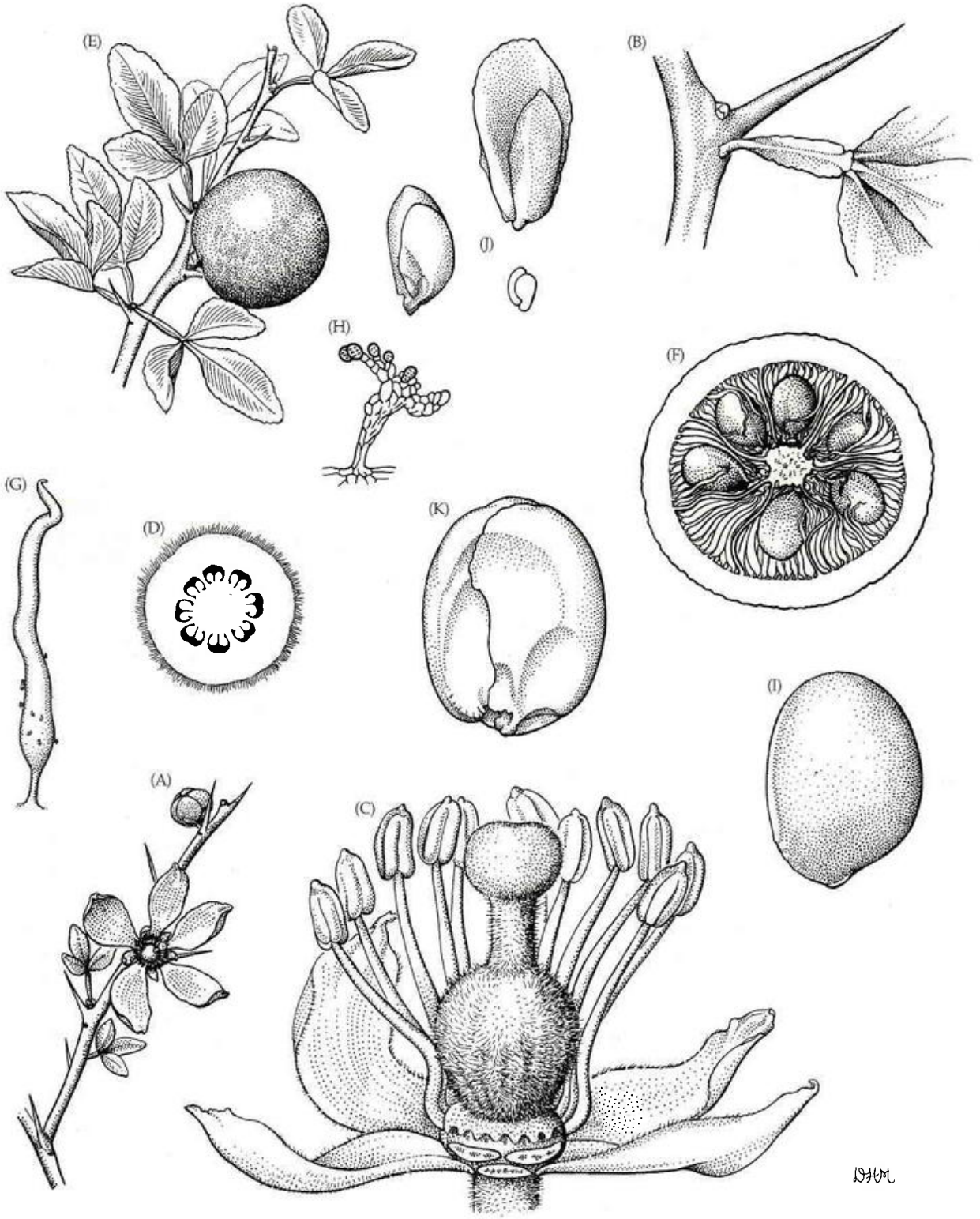


FIGURA 9.102 Rutaceae. *Poncirus trifoliata:* (A) ramo florido (× 0,75); (B) porção de um ramo mostrando pecíolo alado e base da lâmina foliar, espinho axilar e gema (× 1,5); (C) flor com duas pétalas, uma sépala e muitos estames removidos, mostrando estames, disco nectarífero e gineceu (× 6); (D) ovário em secção transversal (× 9); (E) ramo frutificando (× 0,75); (F) secção transversal de baga madura, mostrando as sementes embebidas entre vesículas da polpa (× 1,5); (G) vesícula da polpa com diminutos apêndices multicelulares laterais (× 4,5); (H) apêndice de uma vesícula da polpa (muito aumentado); (I) semente (× 4,5); (J, K) quatro de nove embriões provindos de uma única semente (resultantes de agamospermia) (× 6). (Fonte: Brizicky 1962, *J. Arnold Arbor.* 43: p. 16.)

Chave para as Principais Famílias de Sapindales

1. Caules, folhas e frutos apresentando glândulas pelúcidas contendo óleos aromáticos . . . . . **Rutaceae**
1. Caules, folhas e frutos desprovidos de glândulas pelúcidas 2
2. Plantas fortemente resinosas, com canais verticais e intercelulares de resina na casca e associados com o floema das principais nervuras foliares 3
2. Plantas sem canais resiníferos na casca e floema das nervuras foliares principais (embora células secretoras esparsas possam aparecer) 4
3. Resinas ± aromáticas, não alergênicas; casca lisa, com freqüência esfoliante, ovário geralmente com 2 óvulos por lóculo; placentação axial . . . . . **Burseraceae**
3. Resinas não aromáticas, freqüentemente alergênicas; casca variada, mas não como acima; ovário com 1 óvulo por lóculo e placentação axial, ou mais freqüentemente 1 único lóculo fértil e placentação apical . . . . . **Anacardiaceae**
4. Estames geralmente conatos pelos filetes; se os filetes são livres, o fruto é uma cápsula com sementes aladas . . . . . **Meliaceae**
4. Estames livres; fruto não cápsula com sementes aladas 5
5. Disco nectarífero geralmente extra-estaminal; óvulos sem funículo e aderidos a uma expansão da placenta (obturador); estames geralmente pubescentes ou papilosos; folhas opostas ou alternas; carpelos persistentemente conatos; casca não amarga . . . . . **Sapindaceae**
5. Disco nectarífero intra-estaminal; óvulos com funículo; estames glabros; folhas alternas; carpelos separando-se após a polinização; casca com freqüência muito amarga . . . . . **Simaroubaceae**

(*Phellodendron*, *Amyris*), drupas com muitos caroços (*Casimiroa*), agregados de folículos (*Zanthoxylum*) e cápsulas (*Ruta*).

Rutaceae é polinizada principalmente por insetos (sobretudo abelhas e moscas) que são atraídos às flores freqüentemente vistosas, odoríferas e nectaríferas. A maioria das espécies é alógama porque as flores são unissexuais ou, no caso de flores bissexuais, porque estigmas e estames estão fisicamente separados ou amadurecem em momentos diferentes. No entanto, também pode ocorrer a autopolinização. Reprodução assexual ou agamospermia é freqüente em *Zanthoxylum*, *Murraya*, *Poncirus* e *Citrus*. Frutos carnosos são dispersos por aves ou mamíferos. *Zanthoxylum* apresenta folículos cujas sementes contrastam em cor com a parede de fruto e é freqüentemente disperso por aves. As sâmaras de *Ptelea* são dispersas pelo vento.

Referências adicionais: Brizicky 1962b; Swingle 1967.

Meliaceae A. L. de Jussieu
(Família do mogno)

Árvores ou arbustos; freqüentemente com compostos triterpênicos amargos, em geral com células secretoras esparsas *e casca interna muitas vezes avermelhada.* Pêlos geralmente simples, ocasionalmente estrelados ou com escamas peltadas. *Folhas geralmente alternas e espiraladas, compostas pinadas ou bipinadas*, ocasionalmente trifolioladas ou unifolioladas, folíolos geralmente inteiros, com venação peninérvea; estípulas ausentes. Inflorescências geralmente determinadas, axilares ou, com menos freqüência, terminais. *Flores geralmente unissexuais* (plantas monóicas, dióicas ou polígamas), mas freqüentemente com estaminódios ou pistilódios bem desenvolvidos, radiais. *Sépalas geralmente 4 ou 5*, livres a ± conatas. *Pétalas geralmente 4 ou 5*, livres ou ligeiramente conatas na base, imbricadas, convolutas ou valvadas. *Estames geralmente 4-10, ocasionalmente mais numerosos;* **filetes conatos e formando um tubo com ou sem apêndices apicais,** mas com filetes separados em *Cedrela* (uma reversão), glabros ou pubescentes; grãos de pólen 2 a 5-colporados. *Carpelos geralmente 2-6*, conatos; ovário súpero, geralmente com placentação axial; estigma em diversos formatos, mas em geral **capitado expandido.** Óvulos geralmente 2 a numerosos por lóculo, anátropos a ortótropos. *Presença de disco nectarífero intra-estaminal. Fruto cápsula loculicida ou septífraga* (Prancha 9.16J) *drupa*, ou baga; *sementes secas e aladas* ou com sarcolesta; endosperma presente ou ausente (Figura 9.103).

Fórmula floral:

*, K(4–5), C4–5, A(4–10), G(2–6); cápsula, drupa

Distribuição: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais.

Gêneros/espécies: 51/550. ***Principais gêneros:*** *Aglaia* (100 spp.), *Trichilia* (66), *Turraea* (65), *Dysoxylum* (61) e *Guarea* (35). *Melia* e *Swietenia* ocorrem nos Estados Unidos.

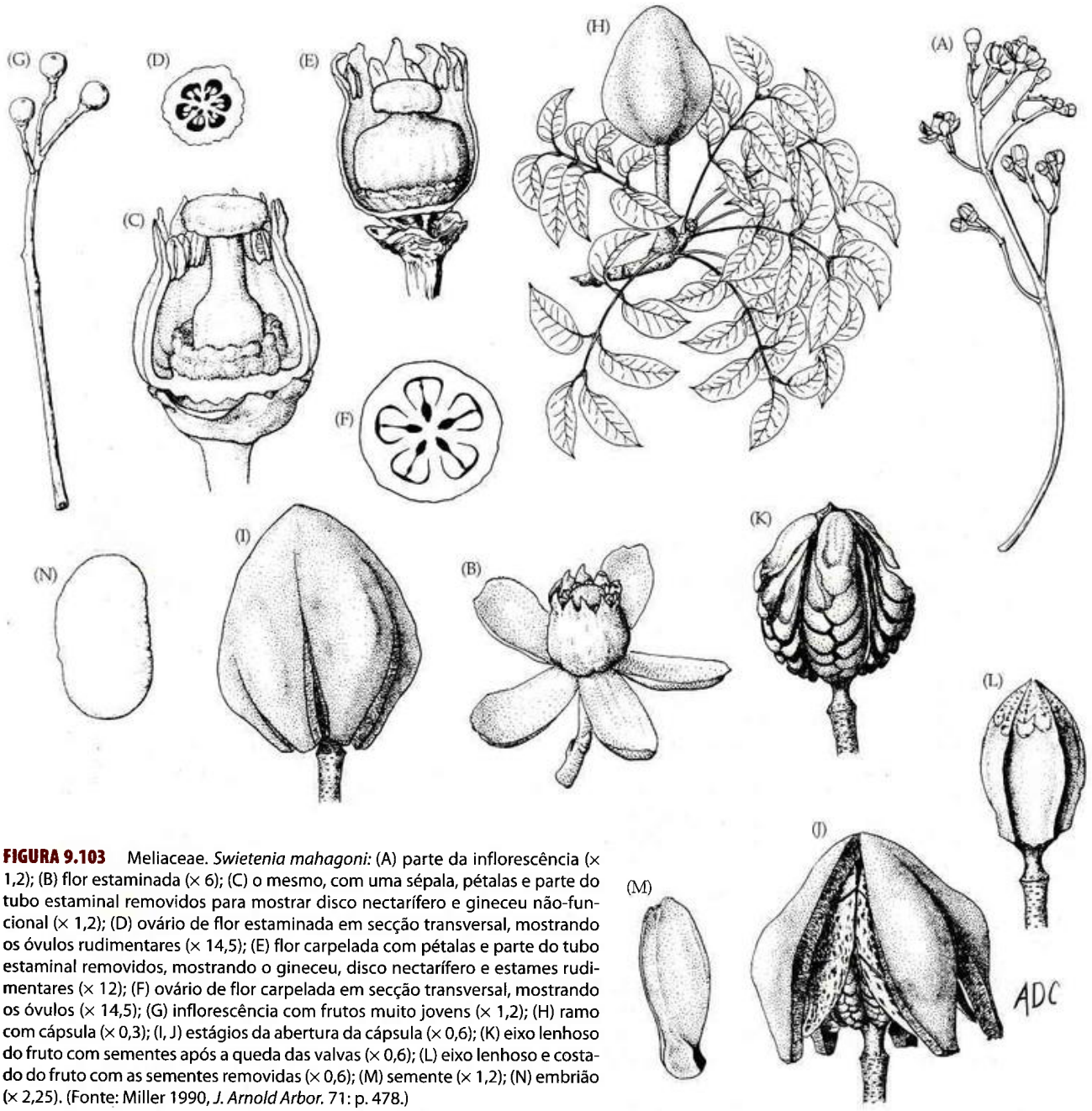


FIGURA 9.103 Meliaceae. *Swietenia mahagoni:* (A) parte da inflorescência (× 1,2); (B) flor estaminada (× 6); (C) o mesmo, com uma sépala, pétalas e parte do tubo estaminal removidos para mostrar disco nectarífero e gineceu não-funcional (× 1,2); (D) ovário de flor estaminada em secção transversal, mostrando os óvulos rudimentares (× 14,5); (E) flor carpelada com pétalas e parte do tubo estaminal removidos, mostrando o gineceu, disco nectarífero e estames rudimentares (× 12); (F) ovário de flor carpelada em secção transversal, mostrando os óvulos (× 14,5); (G) inflorescência com frutos muito jovens (× 1,2); (H) ramo com cápsula (× 0,3); (I, J) estágios da abertura da cápsula (× 0,6); (K) eixo lenhoso do fruto com sementes após a queda das valvas (× 0,6); (L) eixo lenhoso e costado do fruto com as sementes removidas (× 0,6); (M) semente (× 1,2); (N) embrião (× 2,25). (Fonte: Miller 1990, *J. Arnold Arbor.* 71: p. 478.)

Importância econômica e produtos: a principal importância econômica da família está no fato de que muitas espécies são fontes de madeira de lei, como acontece com *Swietenia* (mogno), *Cedrela* (cedro), *Entandrophragma* e *Kaya*. *Azadirachta indica* (nim) é importante na medicina oriental e é fonte de inseticidas naturais. *Melia azedarach* (santa-bárbara ou paraíso; Prancha 9.16A) e *A. indica* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia de Meliaceae é sustentada por análises de seqüências de DNA (Gadek et al. 1996; Muellner et al. 2003) e de caracteres morfológicos. Os gêneros pertencem ou à Melioideae (frutos cápsulas, bagas ou drupas com sementes não-aladas; xilema secundário com um ou dois raios seriados e gemas sem escamas), ou à Swietenioideae (cápsulas com sementes aladas; xilema secundário com 3 a 6 raios seriados e gemas providas de escamas) (Pennington e Styles 1975). Swietenioideae contém gêneros como *Swietenia* e *Cedrela* e é monofilética com base nas suas características sementes aladas e achatadas (em cápsulas) e nas gemas providas de escamas. *Cedrela* é característico por suas flores, que apresentam filetes separados (uma reversão) e pétalas eretas. Melioideae contém gêneros como *Trichilia, Guarea* e *Melia* e é morfologicamente diversa. *Melia* e *Azadirachta* partilham frutos

(A)

Sapindales: Meliaceae
Melia azedarach: flor com estames monadelfos

(B)

Sapindales: Rutaceae
Zanthoxylum clava-herculis: flores

(C)

Sapindales: Sapindaceae
Blighia sapida: fruto com sementes ariladas

(D)

Sapindales: Sapindaceae
Acer negundo: frutos

(E)

Sapindales: Sapindaceae
Koelreuteria paniculata: flores

(F)

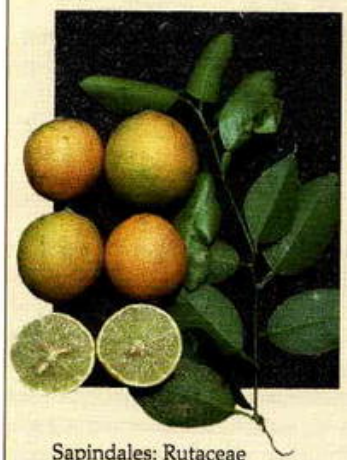
Sapindales: Simaroubaceae
Ailanthus altissima: frutos e folha composta

(G)

B. simarouba: flores estaminadas

Sapindales: Burseraceae
Bursera simarouba: casca

(H)



Sapindales: Rutaceae
Citrus aurantiifolia: frutos e ramo com folhas

(I)

Sapindales: Anacardiaceae
Rhus glabra: folhas e frutos

(J)

Sapindales: Meliaceae
Cedrela toona: frutos

PRANCHA 9.16 Eudicotiledôneas: Sapindales

drupáceos, uma possível sinapomorfia. As folhas de *Guarea* (e do proximamente relacionado *Chisocheton*) são incomuns porque o ápice é meristemático e continua produzindo novos folíolos ao longo de muitos anos.

Abelhas e mariposas são os principais polinizadores das pequenas flores nectaríferas de Meliaceae. A polinização cruzada é promovida pela presença de flores unissexuais. Gêneros com drupas ou cápsulas e/ou sementes coloridas são dispersas por aves e mamíferos (incluindo morcegos). Sementes aladas (como em *Swietenia* e *Cedrela*) são dispersas pelo vento.

Referência adicional: Miller 1990.

Simaroubaceae A. P. de Candolle
(Família do marupá)

Árvores ou arbustos, ocasionalmente com espinhos; *células secretoras esparsas com freqüência presentes nas folhas e casca, medula conspícua,* **com compostos triterpenóides amargos do tipo quassinóide.** Pêlos geralmente simples. *Folhas alternas e espiraladas, compostas pinadas* a unifolioladas, folíolos inteiros a serreados, com venação peninérvea (Prancha 9.16F); estípulas geralmente ausentes. Inflorescências determinadas, terminais ou axilares; amentos em *Leitneria. Flores unissexuais* (plantas monóicas ou raramente dióicas), mas estaminódios e pistilódios com freqüência bem desenvolvidos, radiais. *Sépalas 4 ou 5,* mas diminutas ou ausentes em *Leitneria,* livres a ligeiramente conatas. *Pétalas geralmente 5,* livres, raramente ausentes (*Leitneria*), imbricadas ou valvadas. Estames geralmente 10, mas reduzidos a 4 em *Leitneria,* onde parecem ser mais numerosos devido à proximidade de conjuntos de 3 flores reduzidas; filetes livres, com freqüência basalmente apendiculados; grãos de pólen tricolporados. *Carpelos geralmente 5, mas apenas 1 em Leitneria,* ± **unidos apenas pelos estiletes;** *ovário súpero com placentação axial, mas separando-se em carpelos individuais à medida que os frutos se desenvolvem;* estigma capitado a fortemente lobado. Um **óvulo por lóculo.** *Presença de disco nectarífero intra-estaminal,* porém perdido em *Leitneria.* **Fruto agregado de sâmaras** (Prancha 9.16F) **ou drupas carnosas a ± secas;** endosperma ± ausente.

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, K(4–5), C5, A10, G(5)•

Flor carpelada: *, K(4–5), C5, A10•, G(5); agregado de sâmaras ou drupas

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais, com poucos gêneros em regiões temperadas.

Gêneros/espécies: 21/100. ***Principais gêneros:*** *Simaba* (30 spp.), *Ailanthus* (15) e *Castela* (12). A família está representada nos Estados Unidos por *Castela, Simarouba, Leitneria* e *Ailanthus.*

Importância econômica e produtos: *Ailanthus* (árvore-do-paraíso) e *Simarouba* (marupá) geralmente são cultivadas como ornamentais. Vários gêneros são de uso medicinal.

Discussão: Simaroubaceae é considerada monofilética com base na morfologia e em seqüências de *rbcL* (Fernando et al. 1995; Gadek et al. 1996). Caracteres anatômicos são consistentes com a hipótese de que as flores reduzidas e polinizadas pelo vento de *Leitneria* evoluíram a partir de flores semelhantes às das outras de Simaroubaceae, e a inserção desse gênero na família também é sustentada por caracteres serológicos.

Kirkia, Picramnia, Suriana e *Alvaradoa* anteriormente foram incluídos dentro de Simaroubaceae, o que resulta em um agrupamento heterogêneo e claramente polifilético (Fernando et al. 1993, 1995; Gadek et al. 1996, Fernando e Quinn 1995; Savolainen et al. 2000b). Tais gêneros deveriam ser incluídos nas famílias Kirkiaceae (*Kirkia*) – Sapindales; Picramniaceae (*Alvaradoa, Picramnia*) – rosídeas basais; e Surianaceae (*Suriana* e *taxa* afins) – Fabales.

As flores de Simaroubaceae são polinizadas por diversos tipos de insetos (principalmente abelhas) e aves. As flores de *Leitneria* são polinizadas pelo vento. Sâmaras (como as de *Ailanthus*) são dispersas pelo vento (Prancha 9.16F), enquanto drupas de *Simarouba* são dispersas por aves.

Referências adicionais: Abbe and Earle 1940; Channell and Wood 1962; Cronquist 1944; Petersen and Fairbrothers 1983.

Anacardiaceae R. Brown
(Família do caju e da aroeira)

Árvores, arbustos ou lianas; geralmente com taninos; *canais resiníferos verticais bem desenvolvidos na casca e associados com as maiores nervuras das folhas, e também com tecidos parenquimáticos, a resina fresca é translúcida, mas escurece quando seca, com freqüência causando dermatites.* Pêlos diversos. *Folhas geralmente alternas e espiraladas, pinado-compostas, mas às vezes trifolioladas ou unifolioladas,* folíolos inteiros a serreados, com venação peninérvea; estípulas ± ausentes. Inflorescências determinadas, terminais ou axilares. *Flores quase sempre unissexuais (plantas geralmente dióicas),* radiais, pequenas, com freqüência com pistilódios e estaminódios bem desenvolvidos. *Sépalas geralmente 5,* livres a ligeiramente conatas. *Pétalas geralmente 5,* livres ou ligeiramente conatas, ± imbricadas. Estames 5-10, ocasionalmente mais numerosos ou reduzidos a 1 único estame fértil; filetes geralmente glabros, em geral livres; grãos de pólen geralmente tricolporados ou triporados. *Carpelos tipicamente 3,* às vezes 5, diversamente conatos; ovário geralmente súpero, 9 às vezes com todos os carpelos férteis e gineceu plurilocular com placentação axial, *mais freqüentemente com apenas 1 carpelo completamente desenvolvido e fértil (e os outros representados apenas pelos estiletes) e gineceu ± assimétrico e unilocular com placentação apical;* estigmas geralmente capitados. **Um óvulo por lóculo, ou 1 óvulo no único carpelo fértil.** *Presença de disco nectarífero, geralmente intra-estaminal. Fruto drupa assimétrica e mais ou menos achatada;* embrião curvo a reto; endosperma escasso a ausente (Figura 9.104).

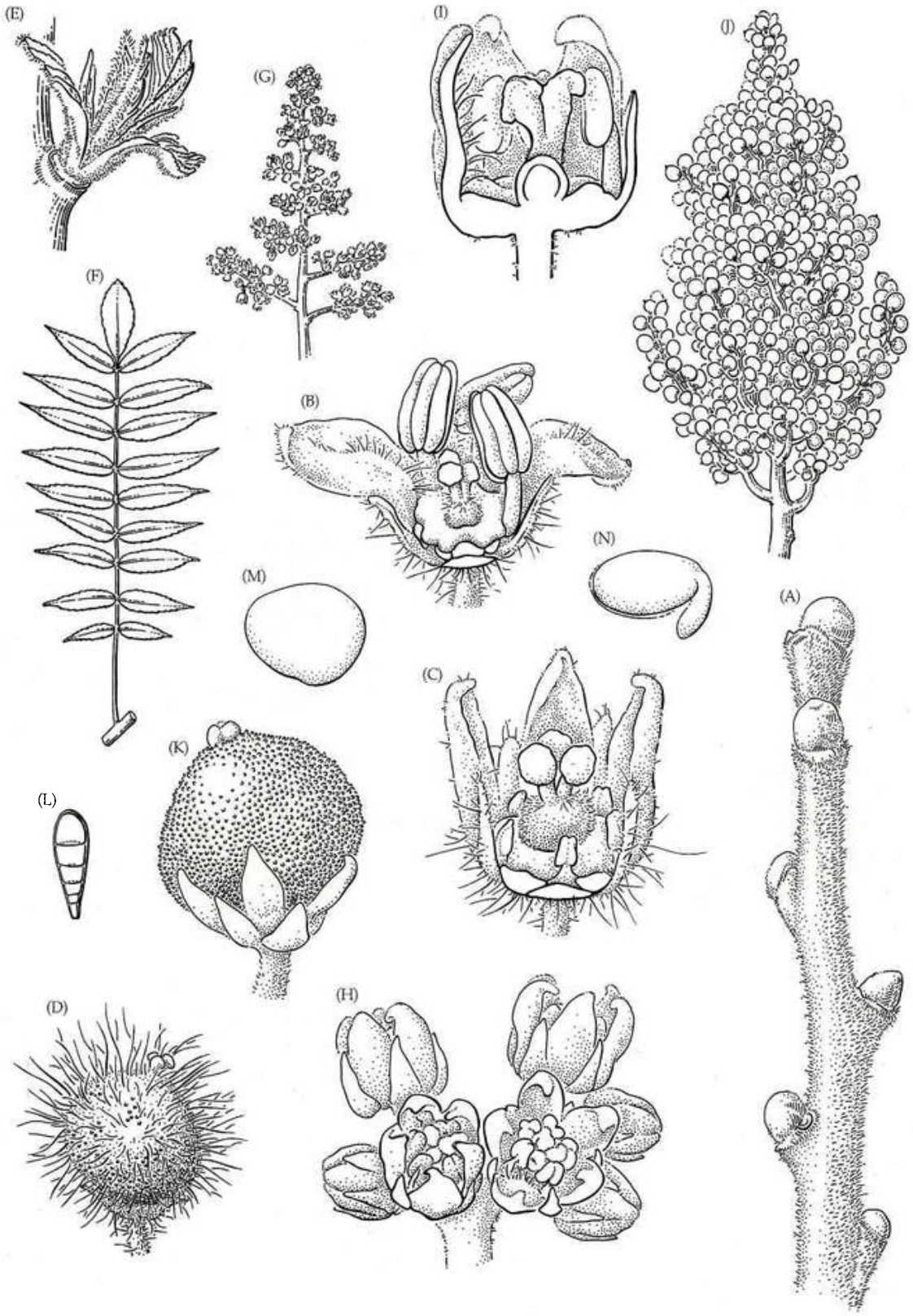


FIGURA 9.104 Anacardiaceae. (A-D) *Rhus typhina:* (A) ramo invernal (× 1,25); (B) flor estaminada (× 10); (C) flor carpelada (× 10); (D) drupa (× 7). (E-N) *R. glabra:* (E) gema quebrando a dormência (× 1,25); (F) folha (× 0,2); (G) inflorescência (× 0,5); (H) agregado de cimas de flores carpeladas (× 7); (I) flor carpelada em secção longitudinal (× 10); (J) infrutescência (× 0,8); (K) drupa (× 7); (L) pêlo glandular do fruto (muito aumentado); (M) caroço (× 10); (N) embrião (× 10). (Ilustração original preparada para o projeto Generic Flora of the Southeastern U.S. Utilizada com permissão.)

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, K(5), C5, A5–10, G(3(–5))•

Flor carpelada: *, K(5), C5, A5–10•, G(3(–5)); drupa

Distribuição: principalmente pantropical, com poucas espécies em regiões temperadas.

Gêneros/espécies: 70/600. ***Principais gêneros:*** *Rhus* (100 spp.), *Semecarpus* (50), *Lannea* (40), *Toxicodendron* (30), *Schinus* (30) e *Mangifera* (30). Gêneros importantes nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Cotinus, Metopium, Rhus, Schinus* e *Toxicodendron*.

Importância econômica e produtos: os frutos de *Mangifera indica* (manga) e *Spondia* (umbu, cajá) são comestíveis, bem como as sementes torradas de *Anacardium occidentale* (caju) e *Pistacia vera* (pistache). Várias espécies de *Rhus* são utilizadas em bebidas. Um verniz negro é obtido de *Toxicodendron vernicifluum*. Alguns gêneros são ornamentais, incluindo *Cotinus, Rhus* e *Schinus* (aroeira). Algumas espécies de *Astronium* e *Loxopterygium* fornecem madeiras decorativas. Por fim, o grupo é de importância medicinal, pois muitos *taxa*, especialmente de *Toxicodendron* (hera-venenosa) e *Metopium*, promovem dermatites em indivíduos suscetíveis devido à presença do composto fenólico 3-*n*-pentadecicatechol na resina. É digno de nota que, mesmo sendo comestíveis, mangas e cajus podem causar reações alérgicas.

Discussão: Anacardiaceae e Burseraceae apresentam canais resiníferos, biflavonas e claramente formam um clado sustentado por seqüências de DNA (Gadek et al. 1996; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000). Anacardiaceae é tentativamente considerada monofilética com base no número reduzido de óvulos, em outros caracteres morfológicos e em seqüências de *rbcL* (Gadek et al. 1996; Terrazas e Chase 1996).

A família é constituída por dois clados principais. Spondiadeae, que reteve muitos caracteres plesiomórficos, como gineceus que geralmente apresentam cinco carpelos, ovários multiloculares e frutos com endocarpo espesso geralmente constituído por esclereídes lignificados e irregularmente orientados; esse grupo deve constituir um clado que é sustentado pela presença de fibras septadas (Terrazas e Chase 1996). Queremos salientar, no entanto, que o grupo freqüentemente tem sido considerado parafilético (Wannan e Quinn 1990, 1991). Os demais gêneros da família formam um grande clado, onde muitos integrantes apresentam gineceus com três (ou menos) carpelos, ovários uniloculares com placentação apical e frutos cujo endocarpo é composto por camadas de células regularmente arranjadas.

Rhus e *Toxicodendron* têm sido freqüentemente confundidos, e alguns botânicos uniram esses dois gêneros (e muitos outros). Os frutos de *Rhus* são vermelhos e glandular-pubescentes (Prancha 9.16I), enquanto os de *Toxicodendron* são brancos ou esverdeados e glabros. Além disso, as resinas de *Rhus* não são venenosas, enquanto as de *Toxicodendron* causam dermatites. Se combinados, o grupo resultante não seria monofilético.

As pequenas flores nectaríferas de Anacardiaceae são polinizadas por diversos insetos. A polinização cruzada é promovida pela condição mais ou menos dióica dos integrantes da família. As drupas, de pequenas a grandes, são dispersas por diversas aves e mamíferos (incluindo morcegos).

Referências adicionais: Brizicky 1962a; Gillis 1971.

Burseraceae Kunth
(Família do breu)

Árvores ou ocasionalmente arbustos; **casca aromática, lisa** *e freqüentemente esfoliante* (Prancha 9.16G); *canais resiníferos verticais bem desenvolvidos na casca e associados com as maiores nervuras das folhas, resinas translúcidas e não-alergênicas.* Indumento diverso. *Folhas geralmente alternas e espiraladas, em geral pinado-compostas,* mas às vezes trifolioladas ou unifolioladas, folíolos inteiros a serreados, com venação peninérvea; estípulas ± ausentes. Inflorescências em geral determinadas, axilares. *Flores geralmente unissexuais (plantas geralmente dióicas),* radiais, pequenas e freqüentemente com estaminódios e pistilódios bem desenvolvidos. *Sépalas 4-5,* em geral ligeiramente conatas, geralmente imbricadas e decíduas. *Pétalas 4-5,* livres, geralmente imbricadas. *Estames em 1 ou 2 verticilos, em número igual ou em dobro do número de pétalas; filetes geralmente livres,* em geral glabros; anteras 2-loculares, deiscentes por fendas longitudinais, grãos de pólen geralmente tricolporados. Carpelos 3-5, conatos; ovário súpero, com placentação axial; 1 estilete; 1 estigma, capitado a lobado. *Dois óvulos por lóculo,* anátropos a campilótropos. *Disco nectarífero presente, geralmente intra-estaminal. Fruto drupa com 1-5 caroços, com freqüência com valvas deiscentes;* embrião reto a curvo; endosperma ± ausente.

Fórmula floral:

Flor estaminada: * K(4–5), C4–5, A4–10, G(3–5)•

Flor carpelada: * K(4–5), C4–5, A4–10•, G(3–5), drupa, drupa deiscente

Distribuição: principalmente pantropical; especialmente diversa na América tropical e na África.

Gêneros/espécies: 17/500. ***Principais gêneros:*** *Bursera* (100 spp.), *Commiphora* (100), *Protium* (80) e *Canarium* (75). A família está representada nos Estados Unidos apenas por *Bursera*.

Importância econômica e produtos: uma goma para incenso provém de *Boswella carteri* e a mirra provém de *Commiphora habessinica* (e espécies afins). Algumas espécies de *Bursera* são cultivadas como plantas ornamentais. Muitos gêneros fornecem madeira.

Discussão: a monofilia de Burseraceae tem recebido suporte de análises cladísticas de *rbcL*, do íntron *rps16* e seqüências de ETS (Gadek et al. 1995; Weeks et al. 2005). A casca lisa

é característica e deve ser sinapomórfica. As pequenas flores nectaríferas de Burseraceae são polinizadas por insetos e os frutos carnosos são dispersos por aves (Prancha 9.16G).

Referência adicional: Brizicky 1962c.

Sapindaceae A. L. de Jussieu
(Família do guaraná)

Árvores, arbustos ou lianas com gavinhas; freqüentemente com taninos, em geral com saponinas triterpenóides em células secretoras, **com grande diversidade de aminoácidos de ciclopropano.** Pêlos diversos. *Folhas alternas e espiraladas ou opostas, compostas pinadas ou palmadas, trifolioladas ou unifolioladas,* folíolos serreados ou inteiros, com venação peninérvea ou palmada; estípulas ausentes ou presentes. Inflorescências determinadas, axilares ou terminais. *Flores geralmente unissexuais* (plantas monóicas, ± dióicas ou polígamas), radiais a bilaterais. *Sépalas geralmente 4 ou 5,* livres ou às vezes basalmente conatas. *Pétalas geralmente 4 ou 5,* às vezes ausentes, livres, *com freqüência ungüiculadas,* **com apêndices ± basais na superfície adaxial** (perdidos em alguns *taxa*), imbricadas. **Estames 8 ou menos;** *filetes livres,* **geralmente pubescentes ou papilosos;** grãos de pólen geralmente tricolporados, os sulcos geralmente fusionados entre si. **Carpelos 2 ou 3,** conatos; ovário súpero, geralmente com placentação axial; estigmas 2 ou 3, diminutos a expandidos. Óvulos 1 ou 2 por lóculo, anátropos a ortótropos, **desprovidos de funículo e dispostos em uma região protrusiva e expandida da placenta (o obturador). Disco nectarífero presente, em geral extra-estaminal,** às vezes ± intra-estaminal. Fruto cápsula loculicida, septicida ou septífraga, baga arilóide ou esquizocarpo que se separa em segmentos samaróides ou drupóides, raramente baga 1-seminada ou drupa, *sementes muitas vezes providas de coberturas arilóides;* **embrião diversamente curvo e com a radícula separada do resto do embrião por uma profunda dobra da testa;** endosperma geralmente ausente (Figuras 9.105 e 9.106).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, ou X, (4–5), 4–5, 4–8, 0 ou (2–3)•

Flor carpelada: *, ou X, (4–5), 4–5, 4–8•, (2–3); cápsula, baga arilóide, esquizocarpo drupóide ou samaróide

Distribuição: principalmente tropical e subtropical, com poucos gêneros mais diversos em regiões temperadas.

Gêneros/espécies: 147/2.215. ***Principais gêneros:*** *Serjania* (220 spp.), *Paullinia* (150), *Acer* (110) e *Allophylus* (100). Gêneros importantes que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Acer, Aesculus, Cardiospermum, Cupania, Dodonaea, Exothea, Hypelate, Koelreuteria, Sapindus* e *Serjania.*

Importância econômica e produtos: a família contém numerosas espécies tropicais que fornecem frutos comestíveis, como *Euphoria, Litchi* (lichia) e *Nephelium* (rambutão), nos quais a polpa deriva de um arilo grande. Os arilos de *Blighia* (Prancha 9.16C) também podem ser consumidos, mas são extremamente venenosos quando imaturos. As sementes de *Melicoccus* apresentam um envoltório comestível e as de *Paullinia cupana* (guaraná) são utilizadas no preparo do guaraná, uma bebida rica em cafeína. *Acer saccharum* (*maple*) fornece açúcar e um xarope doce. Os frutos de *Sapindus* podem ser utilizados como sabão natural devido à presença de saponinas. As saponinas são tóxicas, e os frutos e os ramos esmagados de muitas Sapindaceae são utilizados para pescar peixes envenenando-os. A família contém muitos *taxa* ornamentais, tais como *Acer, Aesculus, Cardiospermum, Harpullia* e *Koelreuteria* (Prancha 9.16E). *Acer* e *Aesculus* também são fontes de madeira.

Discussão: a monofilia de Sapindaceae é sustentada por morfologia e por seqüências de DNA (Gadek et al. 1996; Harrington et al. 2005; Judd et al. 1994; Soltis et al. 2000). A presença de hipoglicina, um aminoácido incomum, tóxico e não-protéico, também pode constituir uma sinapomorfia do grupo. A família é aqui definida de modo amplo, incluindo Aceraceae (*maples*) e Hippocastanaceae. Caracteres morfológicos e moleculares sugerem que a exclusão desses *taxa* tornaria Sapindaceae um complexo parafilético.

As relações filogenéticas infrafamiliares têm sido estudadas por meio de caracteres morfológicos (Judd et al. 1994; Muller e Leenhouts 1976; Wolfe e Tanai 1987) e seqüências de *rbcL* e *matK* (Harrington et al 2005). Quatro clados bem sustentados podem ser reconhecidos. O primeiro é o clado hipocastanóide (i.e., *Aesculus* e *taxa* afins), que se caracteriza pelas folhas palmado-compostas, pelas pétalas com apêndices marginais, em geral pela presença de sete estames, e pela presença de cápsulas grandes e coriáceas com inclusões duras no pericarpo e que abrem liberando uma semente grande e única. O segundo clado inclui *Acer* e *Dipteronia* (Aceraceae tradicional) e é diagnosticado pelas pétalas desprovidas de apêndices, pelos estames mais ou menos papilosos dispostos sobre o disco nectarífero. Caracteres moleculares sugerem que esses dois clados são grupos-irmãos e ambos apresentam folhas compostas e lenho com poros difusos. O terceiro agrupamento é o clado dodonoíde, que inclui *Hypelate, Filicium, Harpullia, Dodonaea* e *taxa* afins. Essas plantas geralmente apresentam dois óvulos ou mais por lóculo. O último grupo é o clado sapindóide e é constituído pelos demais gêneros, por exemplo, *Cupania, Cupaniopsis, Euphoria, Sapindus, Blighia, Litchi, Thouinia, Serjania, Allophylus* e *Koelreuteria*. Quase todos esses gêneros apresentam óvulos basalmente aderidos à placenta e reduzidos a um por carpelo (mas *Koelreuteria* apresenta dois óvulos por carpelo, sendo que apenas um deles atinge a maturidade). Dentro do clado sapindóide, um grupo especialmente derivado (p. ex., *Thouinia, Serjania, Cardiospermum, Allophylus, Paullinia, Bridgesia, Diatenopteryx*) constitui o clado thouinióide; este é caracterizado pela presença de frutos esquizocárpicos samaróides e de flores de simetria bilateral com um disco nectarífero unilateral. Muitos *taxa* (como *Cardiospermum, Paullinia* e *Serjania*) são lianas que apresentam gavinhas e estípulas. Análises baseadas em morfologia sugerem que estes *taxa*

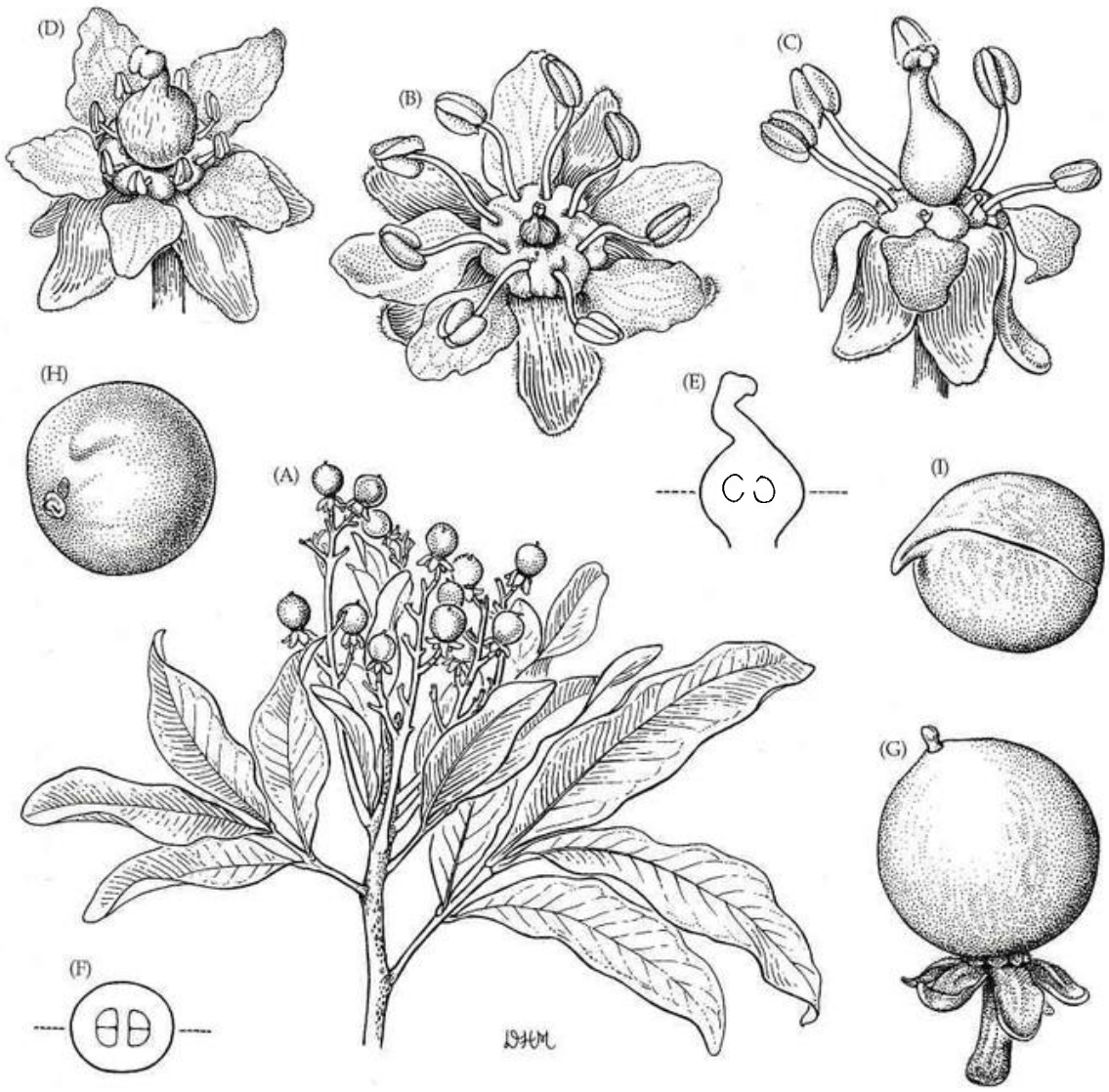


FIGURA 9.105 Sapindaceae (representantes do clado dodoneóide). *Exothea paniculata:* (A) ramo com frutos imaturos (× 0,75); (B) flor estaminada, mostrando o disco nectarífero e o pistilódio (× 6); (C) flor bissexual, dois estames removidos (× 6); (D) flor carpelada, mostrando os estaminódios (× 6); (E) gineceu em secção longitudinal, no plano indicado pela linha tracejada em F (× 9); (F) gineceu em secção transversal, no plano marcado pela linha tracejada em E (× 9); (G) fruto (× 3,5); (H) semente (× 3,5); (I) embrião (× 3,5). (Fonte: Brizicky 1963, *J. Arnold Arbor.* 44: p. 480.)

com esquizocarpos samaróides estão relacionados com *Acer* + *Dipteronia*, enquanto análises baseadas em DNA sugerem que frutos samaróides surgiram independentemente, em dois clados.

As flores de Sapindaceae variam de pequenas e radiais até relativamente grandes, vistosas e zigomorfas; são polinizadas por aves e por uma ampla variedade de insetos, todos à procura de néctar. *Dodonaea* e algumas espécies de *Acer* são polinizados pelo vento. A condição dióica promove a polinização cruzada. A dispersão é muito variada, muitos grupos tropicais, tais como *Blighia, Harpullia* e *Cupania,* apresentam cápsulas que contrastam em cor com as sementes freqüentemente ariladas e são dispersos por aves e mamíferos. *Litchi, Nephelium* e *Euphoria* apresentam frutos indeiscentes, cada um contendo uma única semente provida de arilo carnoso. Esses *taxa* também são dispersos por animais. Outros *taxa,* como *Koelreuteria* e *Dodonaea,* apresentam cápsulas infladas ou aladas que são dispersas pelo vento. A dispersão pelo vento é característica do clado samaróide, no qual os mericarpos alados giram em espiral quando levados pelas correntes de ar (Prancha 9.16D).

Referências adicionais: Baas et al. 2003; Brizicky 1963; Hardin 1957; Umadevi and Daniel 1991; van der Pijl 1957.

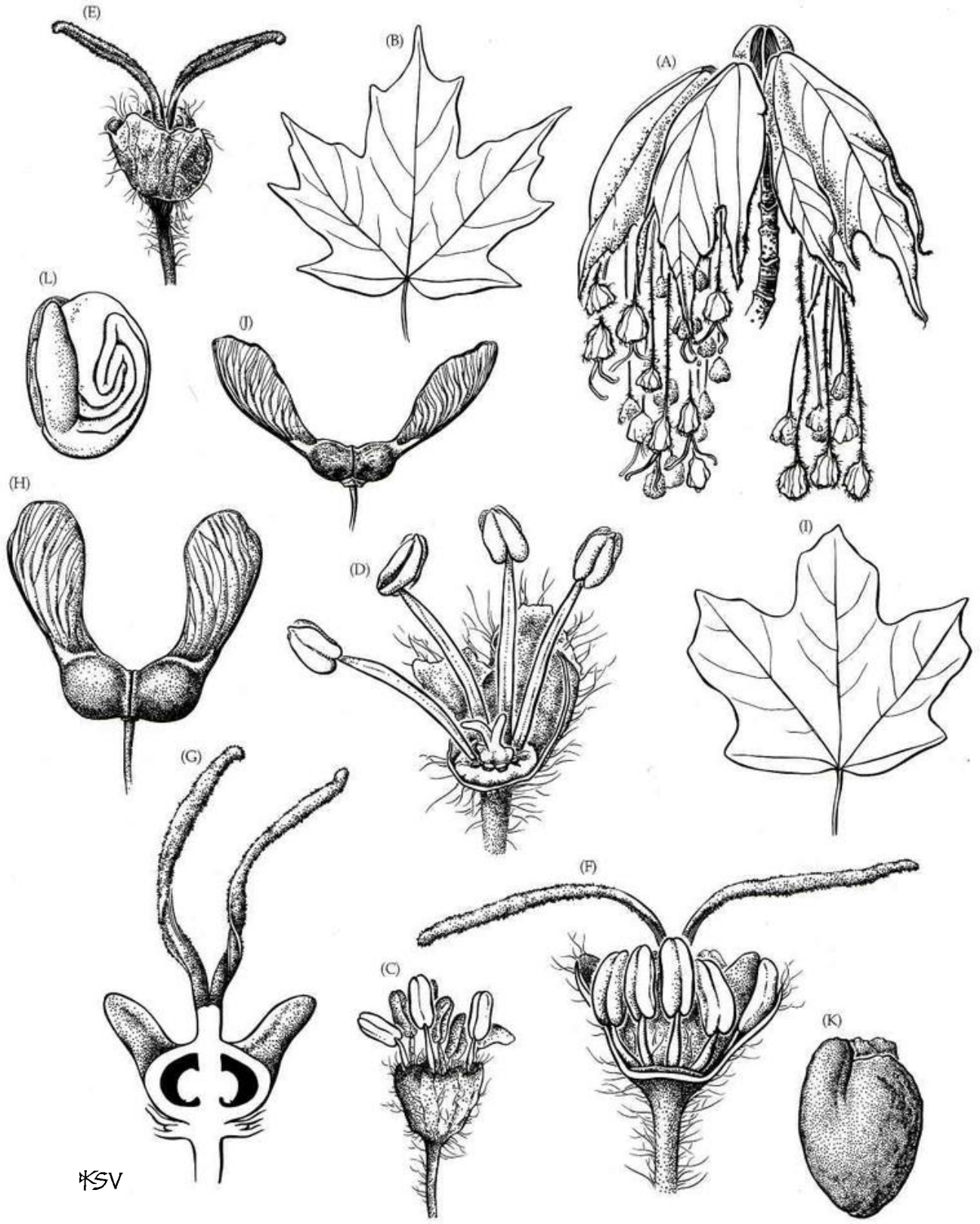


FIGURA 9.106 Sapindaceae (representantes do clado aceróide). (A-H) *Acer saccharum* subsp. *saccharum:* (A) ramo com flores e folhas em expansão (× 1,5); (B) folha (× 0,5); (C) flor estaminada (× 6); (D) flor estaminada, parcialmente seccionada, mostrando o disco nectarífero e o gineceu rudimentar (× 9); (E) flor carpelada (× 6); (F) flor carpelada parcialmente seccionada, observe os estames não-funcionais (× 9); (G) gineceu em secção longitudinal (× 9); (H) esquizocarpo samaróide (× 1,5). (I-L) *A. saccharum* subsp. *floridanum:* (I) folha (× 0,5); (J) esquizocarpo samaróide (× 1,5); (K) semente (× 6); (L) embrião (× 6). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants,* p. 68.)

CLADO DAS ASTERÍDEAS (SYMPETALAE)

Acredita-se que este grande e especializado subgrupo do clado das tricolpadas seja monofilético com base em caracteres de seqüências de *rbcL, atpB, matK, ndhF* e 18S rDNA (Albach et al. 2001a,b; Bremer et al. 2002; Chase et al. 1993; Hilu et al. 2003; Olmstead et al. 2000; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 1997, 2000, 2005) e provavelmente devido à presença de óvulos providos de um único tegumento e megasporângio de parede fina, embora estes dois últimos caracteres sejam homoplásicos. Iridóides estão amplamente distribuídos no clado e podem também ser sinapomórficos para o grupo.

Cornales e Ericales devem ser os grupos-irmãos sucessivos dos demais integrantes do clado. As asterídeas-núcleo, sustentadas pelos estames em número igual ao de pétalas, estames epipétalos e corola claramente simpétala, bem como por seqüências de DNA, constituem o restante do clado. No entanto, é importante salientar que corolas claramente simpétalas e estames epipétalos também evoluíram várias vezes em muitos integrantes de Ericales. As asterídeas-núcleo incluem dois clados principais, aqui chamados de **lamídeas** (euasterídeas I: Garryales, Gentianales, Lamiales e Solanales) e **campanulídeas** (euasterídeas II: Aquifoliales, Apiales, Dipsacales e Asterales), de acordo com o Angiosperm Phylogeny Group (1998, 2003), Judd e Olmstead (2004) e Soltis e colaboradores (2005).

Cornales

A monofilia de Cornales é fortemente sustentada por caracteres de seqüências de DNA (Albach et al. 2001b; Bremer et al. 2002; Fan e Xiang 2003; Hilu et al. 2003; Olmstead et al. 2000; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000, 2003a; Xiang et al. 1993, 1998, 2002), pela presença de ovários mais ou menos ínferos, pelas sépalas reduzidas e pelo disco nectarífero epígino. Muitos *taxa* da ordem também apresentam frutos drupáceos. A ordem, como aqui delimitada, compõe-se talvez de seis famílias e as mais importantes são **Cornaceae** s.l. (incluindo Nyssaceae e Alangiaceae), **Hydrangeaceae** e **Loasaceae**, que em conjunto abrangem cerca de 650 espécies (Hempel et al. 1995; Soltis et al. 1995; Xiang et al. 1998). Cornales deve ser o grupo-irmão das demais asterídeas (Hempel et al. 1995; Olmstead et al. 1993; Xiang et al. 1998). A afinidade da ordem com as asterídeas também é sustentada por caracteres morfológicos, sendo que as plantas desse grupo apresentam óvulos com um único tegumento, megasporângio de paredes freqüentemente finas e compostos iridóides (Hufford 1992). As relações dentro de Cornales ainda não estão bem compreendidas, e alguns botânicos reconhecem Nyssaceae como família distinta de Cornaceae (Xiang et al. 2002). Hydrangeaceae é provavelmente grupo-irmão de Loasaceae, e ambas as famílias partilham tricomas tuberculados com células basais em forma de pedestal.

Garryaceae e Vitaceae têm sido às vezes incluídas em Cornales. Garryaceae consiste em um grupo de árvores ou arbustos dióicos do oeste da América do Norte e apresenta folhas simples e opostas, flores inconspícuas e 4-meras em amentos pêndulos e bagas com duas sementes. Essa família provavelmente está mais relacionada com outras famílias do complexo das asterídeas-núcleo (da ordem Garryales, das euasterídeas I). Vitaceae é uma linhagem de divergência precoce dentro do clado das rosídeas.

Hydrangeaceae Dumortier
(Família da hortênsia)

Arbustos, arvoretas, lianas ou ervas; em geral com taninos; freqüentemente com iridóides, alumínio e rafídeos. Pêlos geralmente simples. *Folhas geralmente opostas, simples,* mas às vezes lobadas, inteiras a serreadas ou dentadas, com venação peninérvea ou palmada; *estípulas ausentes.* Inflorescências determinadas, terminais ou axilares. Flores bissexuais, radiais, aquelas à margem da inflorescência, às vezes estéreis e com sépalas expandidas e petalóides. *Sépalas 4 ou 5, conatas,* com lobos freqüentemente reduzidos. *Pétalas geralmente 4 ou 5, livres,* imbricadas, convolutas ou valvadas. *Estames 8 ou 10 a numerosos;* filetes livres ou ligeiramente conatos; grãos de pólen tricolpados ou tricolporados. Carpelos geralmente 2-5, conatos; *ovário geralmente semi-ínfero a ínfero,* **freqüentemente costado,** com placentação axial ou parietal com placentas profundamente intrusivas; estigmas, 2-5, geralmente alongados. Óvulos geralmente muitos a numerosos por placenta, com 1 tegumento e megasporângio de paredes finas. *Disco nectarífero presente no ápice do ovário. Fruto geralmente cápsula septicida ou loculicida;* sementes com freqüência aladas.

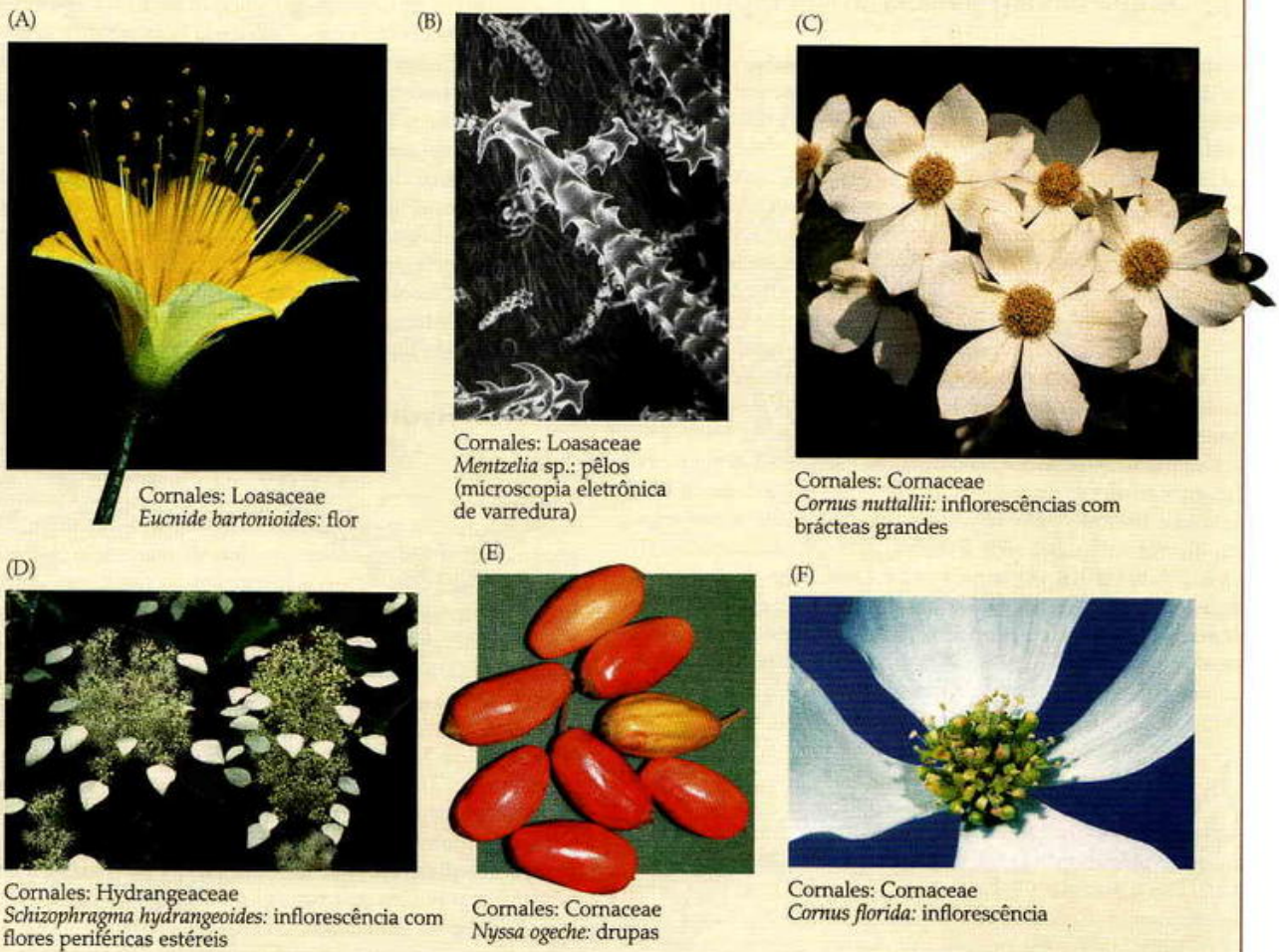
Fórmula floral:

*, K(4–5), C4–5, A(8–∞), G–(2–5)–; cápsula

Distribuição: família amplamente distribuída, porém especialmente característica de regiões temperadas a subtropicais do Hemisfério Norte.

Chave para as Famílias de Cornales

1. Placentação parietal; folhas com pêlos pegajosos ou em forma de gancho . . . . . **Loasaceae**
1. Placentação axial ou parietal intrusiva; folhas com pêlos simples em forma de "Y" ou "T" 2
2. Fruto geralmente cápsula septicida ou loculicida; óvulos, geralmente muitos a numerosos por lóculo . . . . . **Hydrangeaceae**
2. Fruto drupa, um óvulo solitário por lóculo . . . . . **Cornaceae**



PRANCHA 9.17 Eudicotiledôneas: Cornales

Gêneros/espécies: 17/220. ***Principais gêneros:*** *Philadelphus* (80 spp.), *Deutzia* (60) e *Hydrangea* (30). *Decumaria, Deutzia, Fendlera, Hydrangea* e *Philadelphus* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Hydrangea* (hortênsia), *Decumaria, Schizophragma, Philadelphus* e *Deutzia* são freqüentemente cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia de Hydrangeaceae é sustentada por caracteres morfológicos e de DNA (Albach et al. 2000b; Fan e Xiang 2003; Hempel et al. 1995; Hufford 1997; Morgan e Soltis 1993; Soltis et al. 1995; Xiang et al. 1993). Esse grupo tem sido tradicionalmente considerado uma subfamília de Saxifragaceae (um grupo de tricolpadas basais), mas análises cladísticas (Chase et al. 1993; Hempel et al. 1995; Hufford 1992; Morgan e Soltis 1993; Xiang et al. 1993) indicam que Hydrangeaceae está apenas distantemente relacionada com Saxifragaceae e apóiam fortemente sua inclusão próxima de Cornaceae.

Fendlera e *Jamesia* (Jamesioideae) devem constituir o grupo-irmão dos demais gêneros de Hydrangeaceae (Hufford 1997; Hufford et al. 2001), que são aqui incluídos em Hydrangeoideae. Este último grupo é dividido em dois clados principais: Hydrangeae (*Hydrangea, Decumaria, Schizophragma* e *taxa* afins) e Philadelpheae (*Philadelphus, Deutzia, Fendlerella, Whiplea, Carpenteria* e outros) (Morgan e Soltis 1993; Soltis et al. 1995; Xiang et al. 1993; Hufford et al. 2001). A maior parte dos integrantes de Hydrangeae apresenta flores conspícuas estéreis e periféricas nas inflorescências (Prancha 9.17D), pétalas valvadas e cápsulas mais ou menos loculicidas. Os integrantes de Philadelpheae carecem de flores estéreis e geralmente apresentam pétalas imbricadas e cápsulas septicidas. O gênero *Hydrangea* é claramente não-monofilético.

As flores de Hydrangeaceae podem ser grandes e vistosas, como em *Philadelphus*, ou pequenas (e densamente agrupadas e freqüentemente associadas com flores conspícuas e estéreis), como ocorre em *Decumaria* e *Hydrangea*. O néctar produzido no disco nectarífero epígino atrai grande diversidade de polinizadores (borboletas, mariposas, moscas, abelhas,

vespas e coleópteros). A polinização cruzada é promovida pela presença de protoginia, mas a autopolinização também é possível. As pequenas sementes são freqüentemente aladas ou apendiculadas e são dispersas pelo vento.

Referência adicional: Spongberg 1972.

Loasaceae A. L. de Jussieu (Família da urtiga-do-mato)

Ervas anuais ou perenes ou lianas, ocasionalmente árvores ou arbustos; em geral com iridóides. *Pêlos rígidos, silicificados e freqüentemente calcificados, simples,* **com barbas ou projeções**, *em formato de gancho ou retos, com freqüência glandulosos e pegajosos, às vezes urticantes, muitas vezes associados com cistólitos. Folhas opostas ou alternas, mas neste caso o primeiro par de folhas opostas, simples,* inteiras, serreadas e/ou lobadas, com venação palmada a peninérvea; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, terminais, às vezes reduzidas a uma flor solitária. Flores bissexuais, radiais. Sépalas geralmente 5, livres ou basalmente conatas. *Pétalas geralmente 5, livres ou conatas, com freqüência côncavas, imbricadas. Estames* 2 a *numerosos,* **com freqüência adnatos ou proximamente associados com a corola,** *freqüentemente com estaminódios,* e estes em número variável, inconspícuos a petalóides e às vezes nectaríferos; filetes livres a variavelmente conatos, às vezes adnatos à corola; grãos de pólen tricolporados. *Carpelos geralmente 3-5, conatos,* às vezes parecendo um único carpelo; *ovário ínfero* (a quase súpero), em geral *com placentação parietal,* as placentas às vezes profundamente intrusivas; estigma linear até clavado. Óvulos 1 a muitos, com 1 tegumento e megasporângio de paredes finas. *Fruto cápsula variavelmente deiscente,* às vezes costada, menos freqüentemente aquênio ou noz; endosperma às vezes ausente.

Fórmula floral:

*, K(5), C(5), A(2–∞ + 3•–∞•) ou 0•, G(3–5); cápsula

Distribuição: principalmente em regiões temperadas e tropicais da América do Norte e do Sul, mas o gênero *Kissenia* ocorre na África.

Gêneros/espécies: 14/280. ***Principais gêneros:*** *Nasa* (105 spp.), *Loasa* (75), *Mentzelia* (60) e *Caiophora* (50). *Eucnide, Mentzelia* e *Petalonyx* ocorrem nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: *Mentzelia* e *Eucnide* são cultivados como plantas ornamentais.

Discussão: a monofilia de Loasaceae é sustentada pelo desenvolvimento muito próximo da corola e do androceu (mas esse padrão de desenvolvimento incomum foi perdido em *Mentzelia, Petalonyx* e *taxa* afins). A família apresenta uma grande diversidade de formatos de androceu e corola, e o desenvolvimento do androceu pode ser centrípeto ou centrífugo. Análises moleculares recentes (Hempel et al. 1995; Hufford et al. 2003) confirmaram a monofilia da família. As relações dentro de Loasaceae ainda estão pouco claras, embora *Eucnide* deva ser o grupo-irmão dos demais gêneros (Hufford et al. 2003; mas ver também Weigend 2004).

As vistosas e notáveis flores de Loasaceae (Prancha 9.17A) são polinizadas por abelhas, vespas, moscas, borboletas, mariposas, beija-flores ou roedores à procura de néctar e/ou pólen. As diminutas sementes com freqüência carecem de adaptações claras para a dispersão, mas muitas provavelmente são dispersas pelo vento ou pela água. As cápsulas de algumas espécies de *Mentzelia* apresentam deiscência tardia e estão cobertas com pêlos em formato de ganchos (Prancha 9.17B), o que sugere transporte externo com o auxílio de animais.

Referências adicionais: Ernst and Thompson 1963; Hufford 2003.

Cornaceae Bercht. & J. Presl

Geralmente árvores ou arbustos; em geral com iridóides. **Pêlos** freqüentemente calcificados, **fixos pela região mediana,** *em forma de Y ou T. Folhas opostas, menos freqüentemente alternas e espiraladas, simples, geralmente inteiras,* mas às vezes serreadas, com venação peninérvea a ± palmada, *nervuras secundárias ± lisas, arqueando-se em direção à margem* ou formando uma série de curvas; *estípulas ausentes.* Inflorescências determinadas, terminais, às vezes associadas com brácteas expandidas e vistosas. Flores bissexuais ou unissexuais (plantas monóicas ou dióicas), radiais. *Sépalas geralmente 4 ou 5,* livres ou conatas, *geralmente representadas por pequenos dentes,* às vezes ausentes. *Pétalas geralmente 4 ou 5,* ± livres, imbricadas ou valvadas. *Estames 4-10;* filetes livres; grãos de pólen geralmente tricolporados, **as aberturas com uma região fina em forma de H.** Carpelos geralmente 2 ou 3, conatos, em geral parecendo ser um único carpelo; ovário ínfero com placentação axial, **o eixo sem feixes vasculares e os óvulos aderidos a feixes vasculares que se arqueiam sobre o topo de cada septo;** estigma geralmente capitado, lobado ou alongado. **Um óvulo por lóculo,** aderido no ápice, com 1 tegumento e com parede do megasporângio fina a espessa. *Disco nectarífero no ápice do ovário.* **Fruto drupa, caroço com uma ou poucas sementes, alado a costado, com regiões mais finas** (isto é, valvas de germinação, às vezes inconspícuas) (Figura 9.107).

Fórmula floral:

*, K(4–5), C4–5, A4–10, G(2–3); drupa

Distribuição: família amplamente distribuída e especialmente comum em regiões temperadas do Hemisfério Norte.

Gêneros/espécies: 7/110. ***Principais gêneros:*** *Cornus* (60 spp.), *Mastixia* (20) e *Nyssa* (10). *Cornus* e *Nyssa* ocorrem nos Estados Unidos e no Canadá.

Importância econômica e produtos: algumas espécies de *Nyssa, Davidia* e *Cornus* fornecem árvores ou arbustos ornamentais.

FIGURA 9.107 Cornaceae. (A-E) *Cornus amomum*: (A) ramo florido (× 0,75); (B) flor (× 9); (C) flor em secção longitudinal, com pétalas e estames removidos (× 9); (D) drupa (× 3); (E) caroço em vista lateral e vista de cima (× 6). (F-H) *C. florida*: (F) ramo florido (× 0,75); (G) flor (× 6); (H) caroço em vista lateral e de cima (× 6). (I) *C. alternifolia*: caroço em vista lateral e de cima (× 6). (Fonte: Ferguson 1966, *J. Arnold Arbor.* 47: p.111.)

Discussão: a monofilia de Cornaceae, amplamente definida (incluindo Nyssaceae e Alangiaceae), é fracamente sustentada por caracteres morfológicos, por um número cromossômico básico 11, bem como por seqüências de *matK* e *rbcL* (Xiang et al. 1998, 2002). As relações infrafamiliares têm sido estudadas por Eyde (1988), Murrell (1993), Xiang e colaboradores (1993, 1996, 1998, 2002, 2006) e Xiang e Murrell (1998). Dois clados principais podem ser reconhecidos dentro de Cornaceae: um clado nyssóide-mastixióide (*Nyssa, Camptotheca, Davidia, Mastixia* e *Diplopanax*) com flores geralmente unissexuais e 5-meras; e um clado cornóide (*Cornus* e *Alangium*) com flores geralmente bissexuais e 4-meras.

Cornus apresenta muitos caracteres especializados, tais como o número de estames igual ao de pétalas, óvulos com a rafe dorsalmente posicionada (isto é, apótropos), flores 4-meras e pêlos cobertos com grandes cristais de carbonato de cálcio. Sua monofilia é sustentada por caracteres morfológicos, sítios de restrição de cpDNA e seqüências de DNA. Evidências combinadas (morfologia, sítios de restrição, seqüências *de rbcL, matK* e 26S: Fan e Xiang 2001; Xiang et al. 1993, 1996, 1998, 2006; Xiang e Murrell 1998) sugerem que dois grandes clados podem ser reconhecidos dentro de *Cornus*: um clado de espécies com frutos azuis e um clado de espécies com frutos vermelhos. Este último clado contém dois clados: *C. mas* e *taxa* afins e um clado com espécies de brácteas grandes (*C. florida, C. kousa, C. nuttallii, C. canadensis* e *taxa* afins; Prancha 9.17C,F).

As flores de Cornaceae tipicamente produzem néctar e atraem abelhas, moscas e coleópteros, mas a polinização pelo vento deve ocorrer em *Davidia*. As coloridas drupas em tons branco, azul, azul-escuro, vermelho ou púrpuro (Prancha 9.17E) freqüentemente contrastam em cor com os eixos das inflorescências e são dispersas por aves e mamíferos. Os frutos de muitas espécies de *Nyssa* flutuam bem e devem, parcialmente, ser dispersos pela água.

As espécies de *Cornus* podem ser identificadas em condição estéril ao rasgar delicadamente uma folha. As duas metades ficam aderidas por fios delicados (elementos de vasos desenrolados, com espessamentos espiralados), embora alguns integrantes de Hydrangeaceae também apresentem tal característica. As nervuras secundárias lisas e arqueadas também são diagnósticas.

Referências adicionais: Eyde 1966; Eyde and Xiang 1990; Ferguson 1966a; Kubitzki 2004a.

Ericales

A monofilia de Ericales tem sido fortemente sustentada por análises baseadas em seqüências de DNA (Bremer et al. 2002; Chase et al. 1993; Hilu et al. 2003; Kron e Chase 1993; Morton et al. 1997a, 1998; Olmstead et al. 1993; Källersjö et al. 1998; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 2000; Albach et al. 2001a,b). Ericales é aqui delimitada de modo amplo; essas famílias freqüentemente têm sido distribuídas em muitas ordens menores (p. ex., Ebenales, Theales, Primulales, Polemoniales, Ericales s.s.). O suporte morfológico para esse grupo é fraco, mas uma possível sinapomorfia morfológica seria a presença de dentes foliares theóides (nesta condição uma única nervura entra no dente e termina em um capuz ou glândula opaca e decídua; ver Figura 4.13). Esse tipo de dente foliar aparece pelo menos em alguns integrantes da maioria das famílias da ordem (Hickey e Wolfe 1975). Nas próprias Ericaceae, a condição está um pouco modificada, pois cada dente encontra-se associado com um pêlo multicelular, geralmente glanduloso. A presença de placentas protrusivas que invadem o(s) lóculo(s) do ovário pode ser uma segunda sinapomorfia potencial (Nandi et al. 1998). Os integrantes das Ericales podem ser separados das outras asterídeas-núcleo pelas flores com estames em número igual ao dobro de pétalas (vs. estames em número igual ou menor ao de pétalas). No entanto, a redução no número de estames ocorreu em Primulaceae, e um aumento deles ocorreu na maioria das Lecythidaceae, Actinidiaceae e Theaceae.

As relações filogenéticas dentro da ordem não estão muito bem compreendidas, mas trabalhos recentes (Anderberg et al. 2002; Bremer et al. 2002; Schönenberger et al. 2005; Sytsma et al. 2006) sugerem a existência de certo número de grupos. Um clado contendo Balsaminaceae e outro contendo Fouqueriaceae + Polemoniaceae são grupos-irmãos sucessivos dos demais integrantes da ordem. As relações entre muitas das demais famílias são problemáticas. Lecythidaceae parece estar isolada, e Sapotaceae, junto com Ebenaceae e Primulaceae s.l., deve formar um clado. Theaceae e Pentaphylacaceae (= Ternstroemiaceae) não estão proximamente relacionadas; ambas as famílias já foram incluídas em Theaceae s.l. As Ericales-núcleo incluem Actinidiaceae, Cyrillaceae, Clethraceae, Ericaceae e Sarraceniaceae. Esse grupo é claramente monofilético (Anderberg 1992, 1993; Bayer et al. 1996; Judd e Kron 1993; Kron e Chase 1993), e possíveis sinapomorfias seriam a inversão da antera durante o desenvolvimento (de modo que a base morfológica se torna apical), o estilete geralmente oco que emerge de uma depressão apical no ovário e o endosperma geralmente provido de haustórios em ambos os extremos (Anderberg 1992, 1993; Judd e Kron 1993; Kron 1996; Kron e Chase 1993). *Actinidia* e *Sarracenia* apresentam muitos estames, enquanto *Actinidia* apresenta carpelos incompletamente fusionados e o gineceu apresenta estiletes livres. Cyrillaceae, Clethraceae e Ericaceae devem formar um clado que é sustentado por muitos caracteres embriológicos. Análises morfológicas sustentam uma relação de grupos-irmãos entre Clethraceae e Ericaceae (Anderberg 1993; Judd e Kron 1993), mas evidências moleculares sugerem que Cyrillaceae pode ser o grupo-irmão de Ericaceae (Anderberg et al. 2002).

Ericales inclui 24 famílias e cerca de 9.450 espécies. As principais famílias são Actinidiaceae, Balsaminaceae, Clethraceae, Cyrillaceae, **Ebenaceae**, **Ericaceae**, Fouquieiraceae, **Lecythidaceae**, Pentaphylacaceae, **Polemoniaceae**, **Primulaceae, Sarraceniaceae, Sapotaceae**, Styracaceae, Symplocaceae e **Theaceae**.

Sapotaceae A. L. de Jussieu
(Família do sapoti)

Árvores ou arbustos, às vezes com ramos caracteristicamente simpodiais ou com espinhos; freqüentemente com corpos silicosos; com taninos e muitas vezes com compostos triterpenóides e cianogênicos; **com laticíferos bem desenvolvidos e alongados e látex branco. Pêlos bifurcados, castanhos, em forma de T, com um ramo freqüentemente ± reduzido.** *Folhas alternas e espiraladas,* às vezes claramente agrupadas no ápice dos ramos, *simples, inteiras,* com venação peninérvea;

Chave para as Principais Famílias de Ericales

1. Flores ressupinadas, bilaterais, geralmente com 3 sépalas, a aparentemente inferior é petalóide, com freqüência formando um nectário do tipo esporão, com 5 pétalas, a aparentemente superior é livre, côncava e freqüentemente sepalóide, as outras 4 geralmente conatas em 2 pares laterais . . Balsaminaceae
1. Flores não ressupinadas, radiais ou bilaterais, com diversos números de sépalas e pétalas livres a conatas, mas não como acima 2
2. Plantas com laticíferos e látex leitoso; pêlos bifurcados, castanhos, geralmente em forma de T; sementes providas de um hilo grande . . . . . **Sapotaceae**
2. Plantas sem laticíferos; pêlos não como acima; sementes com hilo pequeno 3
3. Pétalas livres 4
3. Pétalas conatas 11
4. Plantas carnívoras, com folhas muito modificadas, em forma de armadilha . . . . . **Sarraceniaceae**
4. Plantas não carnívoras 5
5. Anteras invertidas, ou, se aparentemente não invertidas, testa ausente 6
5. Anteras não invertidas 9
6. Pêlos geralmente estrelados . . . . . Clethraceae
6. Pêlos não estrelados 7
7. Estames geralmente numerosos; carpelos em geral incompletamente fusionados, portanto com muitos estigmas; tecidos com cristais de oxalato de cálcio em forma de agulha . . . . . Actinidiaceae
7. Estames geralmente 2-10; carpelos completamente fusionados, presença de um único estigma; tecidos sem cristais em forma de agulha 8
8. Testa presente; grãos de pólen geralmente em tétrades; flores pêndulas ou eretas . . . . . **Ericaceae**
8. Testa ausente, grãos de pólen em mônades, flores ± eretas . . . . . Cyrillaceae
9. Ovário ínfero ou semi-ínfero, fruto geralmente deiscente por uma fenda circuncisa; caules com feixes vasculares corticais . . . . . **Lecythidaceae**
9. Ovário súpero; fruto com deiscência longitudinal ou indeiscente; caules sem feixes vasculares corticais 10
10. Estames com filetes apenas ligeiramente mais longos que as anteras; fruto carnoso e ± indeiscente; embrião curvo. . . . . Pentaphylacaceae
10. Estames com filetes muitas vezes mais longos que as anteras, fruto seco e deiscente longitudinalmente; embrião reto . . . . . **Theaceae**
11. Placentação central-livre, com o eixo da placenta expandido . . . . . **Primulaceae**
11. Placentação ± axial 12
12. Anteras invertendo-se precocemente ou tardiamente durante o desenvolvimento; grãos de pólen geralmente em tétrades tetraédricas . . . . . **Ericaceae**
12. Anteras não se invertendo; grãos de pólen em mônades 13
13. Indumento de pêlos estrelados ou de escamas peltadas. . . . . Styracaceae
13. Indumento diverso, mas não como acima 14
14. Plantas com ramos curtos e longos, as folhas dos ramos longos rapidamente decíduas, mas com uma porção do pecíolo enrijecida que persiste em forma de espinho . . . . . Fouquieriaceae
14. Ramos ± semelhantes, as folhas não formando espinhos 15
15. Ovário ínfero a semi-ínfero, fruto drupa . . . . . Symplocaceae
15. Ovário súpero, fruto baga ou cápsula 16
16. Arbustos ou árvores, com naftoquinonas pretas ou escuras; estames, geralmente 8 a numerosos; fruto baga associado com cálice expandido . . . . . **Ebenaceae**
16. Geralmente ervas, sem naftoquinonas; estames, geralmente 5; fruto cápsula; cálice não expandido . . . . . **Polemoniaceae**

estípulas presentes ou ausentes. Inflorescências determinadas, em *geral fasciculadas,* às vezes reduzidas a uma flor solitária, axilares. Flores bissexuais, radiais. *Sépalas 4-8, às vezes dimórficas,* livres ou basalmente conatas. *Pétalas 4-8, conatas, às vezes com pares de apêndices petalóides (excrescências da porção basal dos lobos da corola),* imbricadas. *Estames 8-16 e opostos às pétalas, geralmente alternando com estaminódios;* filetes e estaminódios adnatos à corola; grãos de pólen, geralmente 3 ou 4-colporados. *Carpelos 2 a numerosos, conatos; ovário súpero,* com placentação axial; estigma capitado a ligeiramente lobado. Óvulos 1 em cada lóculo, com 1 tegumento e parede do megasporângio fina. **Fruto baga; sementes geralmente providas de testa dura e brilhante e de hilo grande;** endosperma às vezes ausente (Figura 9.108).

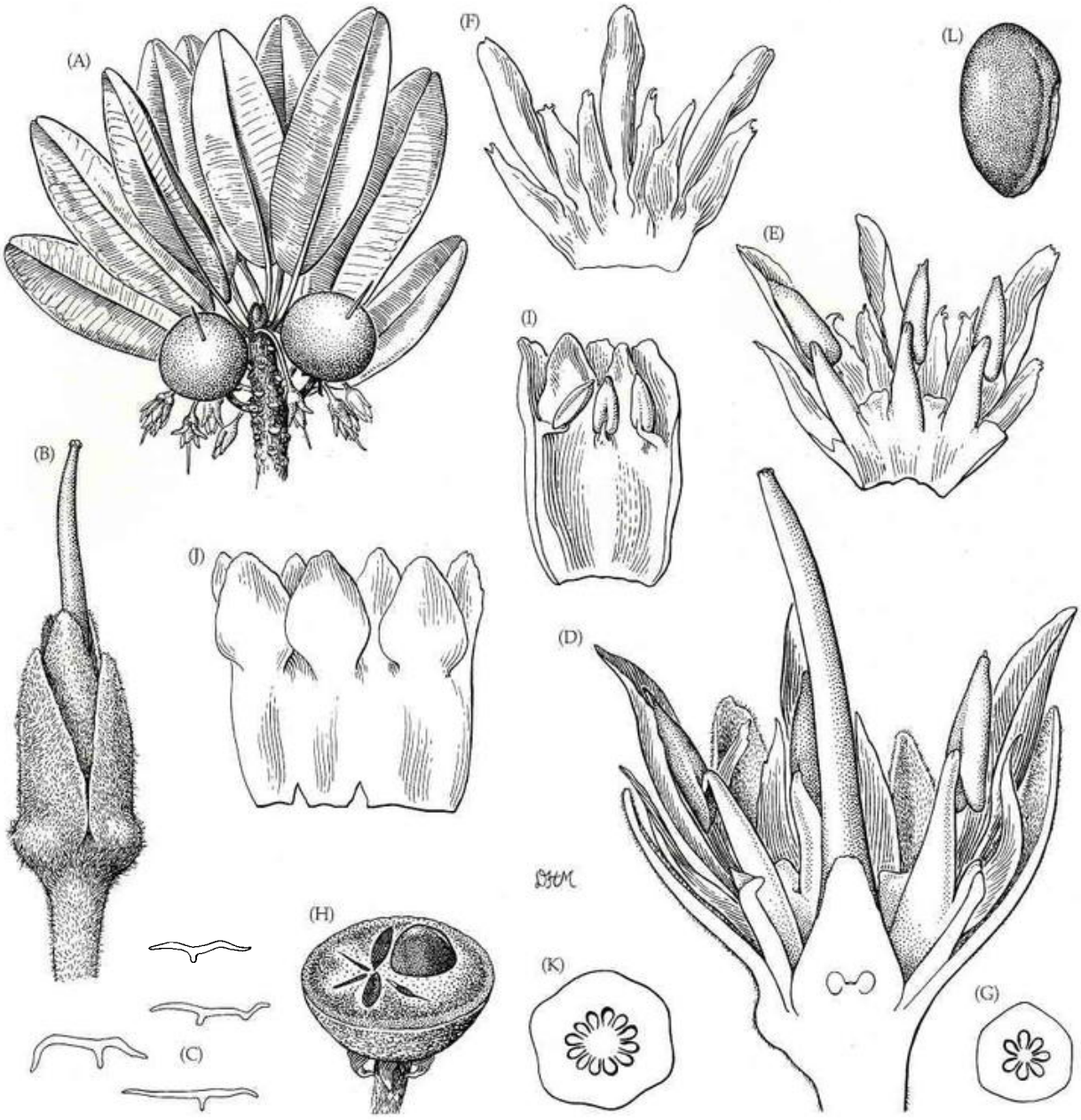


FIGURA 9.108 Sapotaceae. (A-H) *Manilkara jaimiqui* var. *emarginata*: (A) ramo florindo e frutificando (× 0,75); (B) flor após a queda da corola (× 4,5); (C) pêlos em formato de T retirados do cálice (× 75); (D) flor em secção longitudinal, observe os estaminódios alternando com os estames (× 7,5); (E) três lobos da corola em vista interna com apêndices, estames e estaminódios (× 4,5); (F) três lobos da corola em vista externa, mostrando os apêndices dorsais (× 4,5); (G) ovário em secção transversal (× 6); (H) baga, com a metade superior removida para mostrar a única semente e os lóculos com óvulos abortivos (× 1,5). (I-L) *M. zapota*: (I) porção da corola, em vista interna, mostrando três lobos da corola e três estaminódios petalóides alternando com os estames (× 4,5); (J) porção da corola em vista externa, mostrando três lobos da corola e o ápice de quatro estaminódios (× 4,5); (K) ovário em secção transversal (× 7,5); (L) semente, observe o hilo alongado (× 1,5). (Fonte: Wood e Channell 1960, *J. Arnold Arbor.* 41: p.14.)

PRANCHA 9.18 Eudicotiledôneas: Ericales

Fórmula floral:

*, K(4–8), C(4–8), A4–16 + 4–8•, G(2–∞); baga

Distribuição e ecologia: família pantropical, especialmente em florestas úmidas e de baixa altitude.

Gêneros/espécies: 53/1.100. ***Principais gêneros:*** *Pouteria* (325 spp.), *Palaquium* (110), *Madhuca* (100), *Sideroxylon* (75), *Chrysophyllum* (70) e *Mimusops* (50). *Chrysophyllum, Sideroxylon, Manilkara* e *Pouteria* ocorrem nos Estados Unidos.

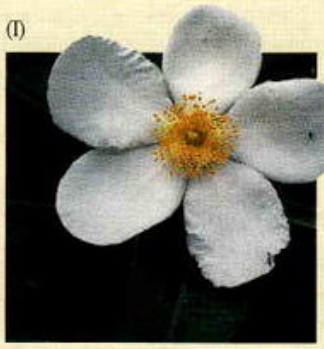
Importância econômica e produtos: *Manilkara zapota* (sapoti; Prancha 9.18F), *Pouteria mammosa, Pouteria campechiana* e *Chrysophyllum cainito* (cainito roxo) fornecem deliciosos frutos tropicais. Os frutos de *Synsepalum dulcificum* afetam o senso do sabor, pois após a ingestão de uma porção (mesmo pequena), outros alimentos são percebidos como doces. Muitos gêneros são importantes fontes de látex, como acontece com *Palaquium* (guta-percha) e *Manilkara zapota* (do qual se obtém o chiclete, para goma de mascar). Muitos gêneros são economicamente importantes como fonte de madeira; outros são ornamentais, incluindo *Chrysophyllum* (aguaí), *Manilkara, Mimusops* e *Sideroxylon* (quixabeira e espécies afins; Prancha 9.18E).

Discussão: Sapotaceae é facilmente reconhecida e acredita-se que seja monofilética (Morton et al. 1997; Pennington 1991). A família tem sido considerada próxima de Ebenaceae, uma família tropical que também apresenta folhas alternas, inteiras e simples, flores simpétalas com estames epipétalos e ovários súperos que se tornam bagas. No entanto, Ebenaceae difere de Sapotaceae pela presença de naftoquinonas pretas ou escuras nas folhas, caule e madeira, pela ausência de látex, por apresentar dioicia e pelos lobos do cálice expandidos e persistentes no fruto.

As relações infrafamiliares têm sido investigadas por Pennington (1991, 2004), utilizando caracteres como a posição dos lobos da corola em relação aos estames e entre si, a posição dos estaminódios em relação ao ovário, o formato da

(G) Ericales: Ebenaceae
Diospyros virginiana: frutos

(H) Ericales: Ericaceae
Agarista populifolia: flores



(I) Ericales: Theaceae
Gordonia lasianthus: flor

(J) Ericales: Ericaceae
Rhododendron viscosum: planta florida

(K) Ericales: Polemoniaceae
Ipomopsis rubra: planta florida

(L) Ericales: Primulaceae
Myrsine coriacea: frutos

PRANCHA 9.18 Eudicotiledôneas: Ericales

corola, a presença de apêndices nas pétalas, o tamanho das anteras e a posição da cicatriz do hilo. Tem sido proposto que diversos gêneros com número de estames de até o dobro do número de lobos da corola formam um complexo heterogêneo, o qual provavelmente é parafilético e basal. Os demais gêneros apresentam número de estames igual ao de lobos da corola e possivelmente constituem um clado. No entanto, seqüências de *ndhF* sugerem que *Sarcosperma* (um gênero com 5 estames, 5 estaminódios, inflorescências alongadas e folhas opostas) é o grupo-irmão dos demais gêneros da família (Anderberg e Swenson 2003; Swenson e Anderberg 2005). *Mimusops, Manilkara* e *taxa* afins (Sapotoideae) devem constituir um clado sustentado pelo cálice formado por dois verticilos diferenciados. Um cálice de um único verticilo caracteriza *Chrysophyllum, Pouteria, Synsepalum* e *Sideroxylon* (incluindo *Bumelia, Dipholis* e *Masticodendron*), todos da subfamília Chrysophylloideae.

A família é polinizada principalmente por insetos, embora visitas por morcegos tenham sido registradas para alguns *taxa*. A dispersão das bagas é efetuada por diversas aves e mamíferos.

Referência adicional: Wood and Channell 1960.

Ebenaceae Gürcke
(Família do caqui e do ébano)

Árvores ou arbustos; **com naftoquinonas (ou compostos relacionados) negras ou escuras em quase todos os tecidos;** às vezes com compostos cianogênicos. Pêlos simples, bifurcados ou muito ramificados, às vezes glandulares. *Folhas alternas, em geral dísticas, simples, inteiras,* com venação peninérvea, **geralmente providas de glândulas nectaríferas na superfície abaxial;** estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, freqüentemente reduzidas a uma flor solitária, axilares. *Flores geralmente unissexuais (plantas dióicas),* radiais. **Sépalas** *3-7, conatas,* **geralmente persistentes** *e variavelmente expandidas durante o desenvolvimento do fruto.* **Pétalas** *3-7, conatas,* **± urceoladas,** com lobos valvados ou imbricados, freqüentemente contortas. *Estames (3-) 6-numerosos; filetes geralmente adnatos à corola;* anteras ocasionalmente deiscentes por poros apicais; substituídas por estaminódios nas flores carpeladas; grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos geralmente*

3-8, conatos; ovário geralmente súpero, com placentação axial, os lóculos com freqüência secundariamente divididos; estigmas 3-8, capitados a ligeiramente alongados. Óvulos 1 ou 2 por lóculo, com megasporângio de parede fina. **Fruto baga,** adstringente até a completa maturação; sementes grandes, com testa fina (Prancha 9.18G); endosperma às vezes ruminado.

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, K(3–7), C(3–7), A6–∞, G0

Flor carpelada: *, K(3–7), C(3–7), A6–∞•, G(3–8), baga

Distribuição: família pantropical, com poucas espécies estendendo-se até regiões temperadas.

Gêneros/espécies: 4/500. ***Principal gênero:*** *Diospyros* (480 spp.), o único gênero que ocorre nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Diospyros* – por exemplo, *D. digyna, D. kaki* (o caqui) e *D. virginiana* – fornecem frutos comestíveis; muitas espécies fornecem madeiras economicamente importantes (p. ex., o ébano).

Discussão: Ebenaceae é facilmente reconhecida e acredita-se que seja monofilética com base nos seus distintos caracteres morfológicos e em seqüências de cpDNA. *Lissocarpa* (plantas glabras com ovário ínfero e pólen triporado) é o grupo-irmão dos demais gêneros da família (*Diospyros, Euclea* e *Royena;* todas as plantas pubescentes com ovário súpero e pólen tricolporado) (Duangjai et al. 2006). A família é polinizada por insetos e a dispersão das bagas é efetuada por aves e mamíferos.

Ebenaceae é um elemento florístico especialmente importante nas florestas africanas.

Referências adicionais: Wallnöfer 2004; Wood and Channel 1960.

Primulaceae Batsch ex Borkh.
(Família das prímulas)

Ervas, arbustos, árvores ou lianas; freqüentemente com benzoquinonas, saponinas triterpenóides e taninos; com freqüência com **cavidades secretoras contendo substâncias resinosas amarelas a avermelhadas que aparecem como manchas ou linhas (amarelo-esverdeadas, vermelhas, marrons ou pretas) nas folhas, caules e peças florais,** às vezes com fibras esparsas nas folhas. Pêlos diversos, freqüentemente alongados, septados ou glandulosos. *Folhas* alternas e espiraladas, opostas ou verticiladas, muitas vezes em roseta basal (nas plantas herbáceas), *simples,* inteiras a serreadas, às vezes lobadas, *com venação peninérvea; estípulas ausentes.* Inflorescências determinadas ou indeterminadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. *Flores bissexuais* (ocasionalmente unissexuais e então plantas ± dióicas), *geralmente radiais,* às vezes heterostílicas (Prancha 9.18A). Sépalas geralmente 4 ou 5, livres ou conatas. *Pétalas geralmente 4 ou 5, conatas,* imbricadas ou convolutas. **Estames 4 ou 5, opostos aos lobos da corola,** às vezes alternando com estaminódios petalóides; filetes livres ou conatos, adnatos à corola; anteras às vezes deiscentes por poros apicais; grãos de pólen tricolporados ou 5-8 zonocolpados. *Carpelos geralmente 3-5, conatos; ovário geralmente súpero* ou ocasionalmente semi-ínfero, **com placentação central livre, o eixo placentífero central espesso e ± globoso, praticamente preenchendo o lóculo;** estigma pontuado ou capitado, às vezes lobado. Óvulos poucos a numerosos, anátropos a campilótropos, com 1 ou 2 tegumentos e paredes do megasporângio finas. Nectários geralmente ausentes. *Fruto cápsula* deiscente através de valvas ou circuncisa, *baga* com muitas sementes inseridas em um eixo placentífero carnoso, *ou drupa* com um caroço com uma ou poucas sementes; sementes freqüentemente com hilo deprimido, ocasionalmente ariladas (Figura 9.109).

Fórmula floral:

*, K(4–5), C(4–5), A4–5, G–(3–5)–; cápsula, drupa, baga

Distribuição: família amplamente distribuída, de regiões temperadas a tropicais.

Gêneros/espécies: 57/2.150. ***Principais gêneros:*** *Primula* (550 spp., incluindo *Dodecantheon*), *Ardisia* (300), *Myrsine* (200), *Lysimachia* (200), *Maesa* (150), *Embelia* (130), *Androsace* (100) e *Clavija* (50). *Primula, Lysimachia, Androsace, Anagallis, Glaux, Hottonia, Samolus, Trientalis, Ardisia, Myrsine e Jacquinia* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Primula* (prímula), *Cyclamen* (ciclâmen), *Anagallis, Ardisia, Wallenia, Myrsine* (capororoca) e *Jacquinia* são cultivadas como plantas ornamentais.

Discussão: está claro que Primulaceae amplamente circunscrita (isto é, incluindo Theophrastaceae, Myrsinaceae e Maesaceae) é monofilética, tal como evidenciado pela presença de canais ou cavidades secretoras esquizógenas contendo uma substância resinosa amarela, vermelha ou preta (caráter perdido em alguns *taxa*); pelos estames opostos aos lobos da corola e em número igual a estes; pela placentação central-livre com um eixo central espesso e mais ou menos globoso; bem como por seqüências de DNA (Anderberg e Ståhl 1995; Bremer et al. 2002; Källersjö et al. 2000; Kron e Chase 1993; Olmstead et al. 1993). As relações dentro desse clado têm sido estudadas por Anderberg e Ståhl (1995) e Anderberg e colaboradores (1998). *Maesa,* um gênero de plantas lenhosas tropicais com os lobos da corola induplicado-valvados e ovário semi-ínfero é aparentemente o grupo-irmão de todos os outros gêneros primulóides, que são caracterizados pelos lobos da corola imbricados. Dentro desse grande clado, *Jacquinia, Clavija, Samolus* e *taxa* afins (às vezes incluídos em Theophrastaceae) constituem o grupo-irmão dos demais gêneros e retiveram um verticilo externo de estames na forma de estaminódios bem desenvolvidos; muitos apresentam folhas pseudoverticiladas com fibras subepidérmicas e característicos frutos tipo baga. Os demais gêneros formam um grupo monofilético, isto é, o clado *Primula* + *Lysimachia* + *Myrsine,* que é sustentado por duas deleções de *ndhF,* pela

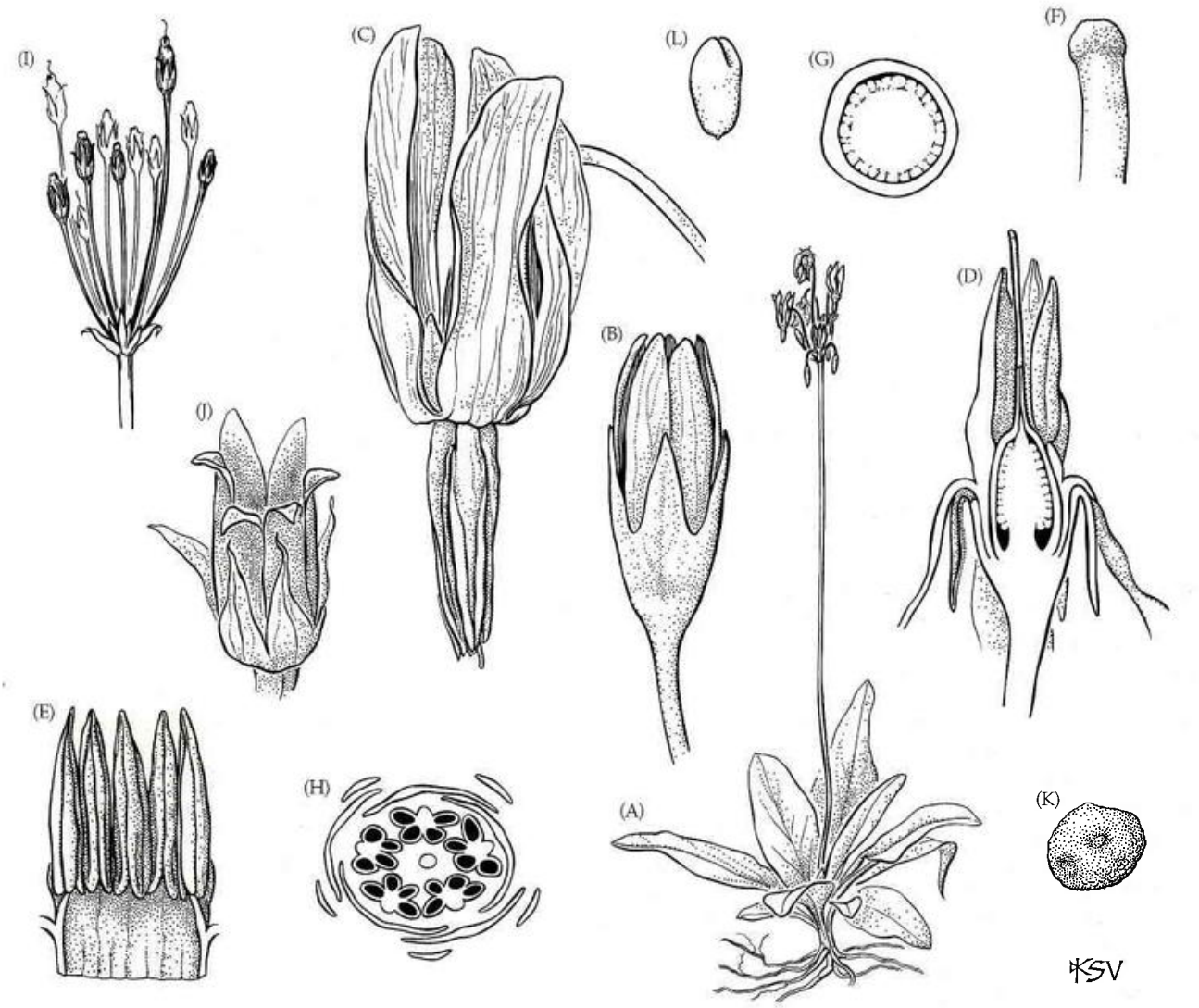


FIGURA 9.109 Primulaceae. *Primula (Dodecatheon) meadia*: (A) planta florida (× 0,25); (B) botão (× 4); (C) flor, lobos da corola reflexos (× 4); (D) flor em secção longitudinal (× 4); (E) tubo do androceu mantido aberto, observe que os filetes estão conatos e adnatos ao tudo da corola (× 4); (F) estigma (muito aumentado); (G) ovário em secção transversal, mostrando a placenta central-livre (× 13); (H) botão em secção transversal (× 4); (I) infrutescência (× 0,5); (J) cápsula (× 4); (K) semente (× 15); (L) embrião (muito aumentado). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p.86.)

perda do verticilo estaminal externo e, talvez, pela presença de frutos capsulares.

O clado *Primula* + *Lysimachia* + *Myrsine* pode ser dividido em dois subclados. O primeiro, Primuloideae, compreende *Primula, Androsace* e *taxa* afins, que são plantas herbáceas sem cavidades de resinas, com flores de corolas mais ou menos campanuladas, frutos capsulares e inflorescências providas de escapos. O segundo clado, Myrsinoideae, em geral apresenta cavidades resiníferas e inclui ervas com frutos capsulares, como *Coris, Ardisiandra* e os gêneros de *Lysimachieae*, p. ex., *Anagallis, Cyclamen, Gaux, Lysimachia* e *Trientalis*), ou árvores e arbustos com frutos drupáceos, como *Ardisia, Myrsine, Wallenia* e *Embelia* (Prancha 9.18L). Esses gêneros com frutos drupáceos formam um clado bem sustentado dentro de Primulaceae s.l. (Anderberg e Ståhl 1995; Morton et al. 1997), sustentado por seqüências de DNA, drupas com um único caroço e sementes com hilo deprimido. Myrsinaceae, na sua definição tradicional, era restrito a esses gêneros lenhosos com frutos drupáceos, enquanto as ervas relacionadas com frutos capsulares eram incluídas em uma Primulaceae s.s. não-monofilética (ver Cronquist 1981). Primulaceae é aqui circunscrita de modo amplo, antecipando mudanças no sistema APG. O grupo assim delimitado é monofilético e morfologicamente distinto.

As inconspícuas a vistosas flores de Primulaceae são polinizadas por diversos insetos. A presença de heterostilia é comum em *Primula*, mas também pode acontecer a autopolinização. Em muitas espécies, a polinização cruzada é promovida pela presença de protoginia ou por uma condição mais ou menos dióica. Estudos recentes sugerem que as espécies outrora segregadas em *Dodecatheon* constituem, na verdade, uma linhagem derivada e com anteras poricidas dentro

de *Primula* (Mast et al. 2001; Trift et al. 2002). As pequenas sementes freqüentemente são dispersas pelo vento ou pela água, mas algumas são dispersas por formigas que coletam os arilos oleosos. As drupas vermelhas ou púrpuro-escuras de algumas espécies são dispersas por aves.

Referências adicionais: Caris and Smets 2004; Channell and Wood 1959; Kållersjö and Ståhl 2003.

Theaceae Mirbel ex. Ker. Gawl
(Família do chá-preto e da camélia)

Árvores ou arbustos; em geral com esclereídes; presença de taninos. Pêlos geralmente simples e unicelulares. *Folhas alternas e espiraladas, às vezes dísticas, simples, denteadas, os dentes do tipo theóide (isto é, com um ápice glandular e decíduo,* ver Figura 4.13), *com venação peninérvea; estípulas ausentes.* Inflorescências de flores solitárias e axilares. Flores bissexuais, radiais, *as brácteas que subtendem as flores às vezes de aspecto calicino. Sépalas geralmente 5, livres ou ligeiramente conatas na base, imbricadas. Pétalas geralmente 5, livres ou ligeiramente conatas na base, imbricadas, ligeiramente onduladas ao longo das margens. Estames numerosos,* os mais próximos do gineceu desenvolvendo-se antes, livres ou conatos na base e formando um anel ou 5 feixes opostos às pétalas; grãos de pólen tricolporados. *Carpelos geralmente 3-5, conatos;* ovário súpero, com placentação axial; estigma 1 e lobado a 3-5 e capitados. **Um a poucos óvulos por lóculo,** com megasporângio de parede fina. Tecido nectarífero na base dos filetes ou na base do ovário. *Fruto cápsula ± loculicida,* **± poucas sementes, com freqüência achatadas ou aladas; embrião grande;** endosperma presente ou ausente.

Fórmula floral: *, K(5), C5, A(∞), G(3–5); cápsula

Distribuição: amplamente distribuída em regiões temperadas a tropicais.

Gêneros/espécies: 9/300. ***Principais gêneros:*** *Camellia* (100 spp.), *Gordonia* (60), *Pyrenaria* (40), *Polyspora* (35), *Laplacea* (30) e *Stewartia* (30). *Franklinia, Gordonia* e *Stewartia* ocorrem nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: o chá-preto é feito a partir das folhas de *Camellia sinensis. Camellia, Gordonia, Stewartia* e *Franklinia* apresentam espécies que são cultivadas como ornamentais.

Discussão: Theaceae, na sua delimitação tradicional, provavelmente não é monofilética. Tal conclusão é sustentada por análises cladísticas baseadas em DNA (Morton et al. 1997; Prince e Parks 2001). Aqui, a família é restrita aos gêneros tradicionalmente incluídos em Theoideae. Os gêneros antes incluídos em Ternstroemioideae (p. ex., *Ternstroemia* e *Eurya*) estão relacionados com *Pentaphylax* e hoje são incluídos em uma família à parte: Pentaphylacaceae. A monofilia de Theaceae e Pentaphylacaceae é sustentada por seqüências de *rbcL* e *matK* (Morton et al. 1997; Prince e Parks 2001). A semelhança morfológica entre as flores de algumas Ericales-núcleo (p. ex., Actinidiaceae) com as de Theaceae é muito marcante. Theaceae é composta por três tribos monofiléticas: Theeae (*Camellia, Polyspora, Laplacea* e *taxa* afins), Gordonieae (*Gordonia, Franklinia* e *Schima*) e Stewartieae (*Stewartia*).

Os numerosos estames de Theaceae (e de algumas outras Ericales) apresentam desenvolvimento centrífugo (Prancha 9.18I) e são irrigados por um número limitado de feixes vasculares, o que sugere que derivaram evolutivamente a partir de poucos estames (em dois verticilos). Essa interpretação também é sustentada por análises cladísticas baseadas em caracteres morfológicos e de DNA.

As vistosas flores de Theaceae são polinizadas por diversos insetos. As sementes são dispersas pela água ou pelo vento.

Referências adicionais: Keng 1962; Wood 1959b.

Ericaceae A. L. de Jussieu
(Família da azaléia)

Árvores, arbustos ou lianas, às vezes epífitos, ocasionalmente ervas micoparasíticas sem clorofila, fortemente associadas com fungos micorrizicos. Pêlos simples, geralmente multicelulares e unicelulares misturados, às vezes dendríticos, glandulosos ou escamas peltadas, mas não estrelados. *Folhas alternas e espiraladas, às vezes opostas ou verticiladas, simples,* inteiras a serreadas, às vezes revolutas, com venação peninérvea, ± paralela ou palmada, lâmina reduzida nos *taxa* micoparasíticos; estípulas ausentes. Inflorescências diversas. *Flores geralmente bissexuais,* raramente unissexuais (e então, plantas dióicas), radiais a ligeiramente bilaterais, **geralmente ± pêndulas.** Sépalas geralmente 4 ou 5, livres a ligeiramente conatas. **Pétalas** *geralmente 4 ou 5 e* **conatas,** ocasionalmente livres (uma reversão); **corola com freqüência cilíndrica até urceolada,** *mas às vezes ± campanulada ou em formato de funil, com lobos imbricados a valvados, pequenos a grandes.* Perianto reduzido a 2 ou 3 sépalas e pétalas, ou 3 ou 4 tépalas em alguns poucos gêneros polinizados pelo vento. *Estames 8-10,* mas reduzidos a 2 ou 3 nas espécies polinizadas pelo vento; filetes livres ou adnatos à corola, às vezes conatos, **às vezes com pares de projeções (esporões) próximo ou na junção com a antera;** *anteras tornando-se invertidas,* 2 ou 1-loculares, *geralmente deiscentes por 2 poros apicais,* **às vezes com 2 projeções em forma de espinho** *ou com o ápice estreito, formando um par de túbulos; grãos de pólen geralmente em tétrades,* geralmente tricolporados, às vezes associados com fios de viscina. Carpelos 2-10; ovário súpero a ínfero, com placentação geralmente axial ou parietal intrusiva; 1 estilete, *oco, internamente sulcado;* estigma capitado a ligeiramente lobado. Óvulos 1 a numerosos por lóculo, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Tecido nectarífero ao redor da base ou no ápice do ovário. *Fruto cápsula septicida ou loculicida, baga ou drupa com 1 a muitos caroços,* geralmente ereto devido a uma mudança de posição do pedicelo; testa fina (Figura 9.110).

Fórmula floral:

* ou X, K(4–5), C(4–5), A(4–10), G(2–10); cápsula, baga, drupa

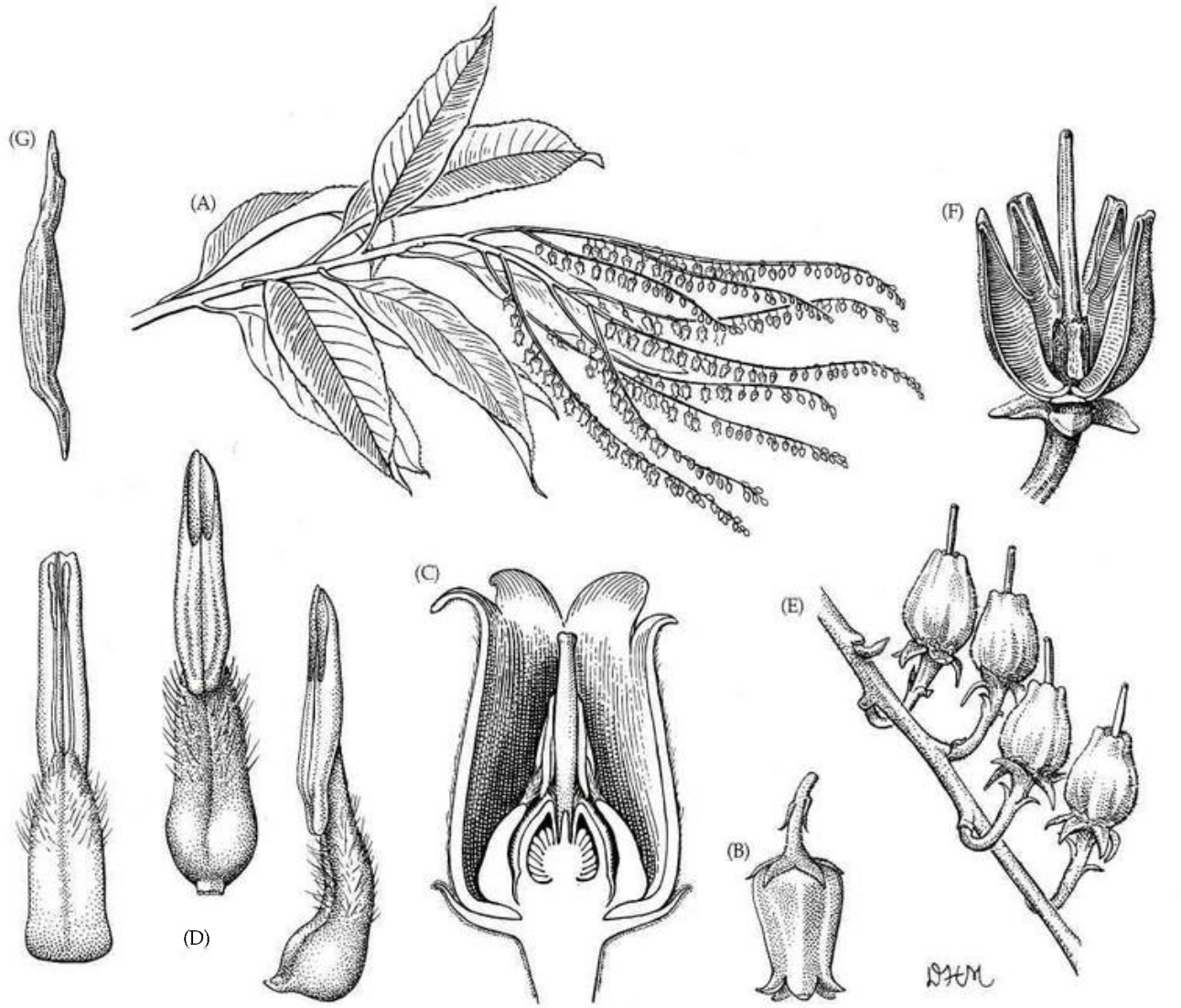


FIGURA 9.110 Ericaceae (A-G) *Oxydendron arboreum*: (A) ramo florido (× 0,4); (B) flor (× 3); (C) flor em secção longitudinal (× 9); (D) vista externa, interna e lateral dos estames (× 18); (E) porção de racemo com frutos imaturos (× 3); (F) cápsula deiscente, uma valva removida, observe o estilete profundamente imerso (× 6); (G) semente (× 15). (Fonte: Wood 1961, *J. Arnold Arbor.* 42: p. 57.)

Distribuição e ecologia: cosmopolita, mas especialmente freqüente em hábitats tropicais montanos, na África do Sul, Leste da América do Norte, Leste Asiático e Austrália; geralmente plantas de áreas ensolaradas e de solos ácidos.

Gêneros/espécies: 124/4.100. ***Principais gêneros:*** *Erica* (860 spp.), *Rhododendron* (850), *Vaccinium* (740), *Agapetes* (400), *Leucopogon* (230), *Gaultheria* (130), *Cavendishia* (130), *Diplycosia* (100), *Arctostaphylos* (60) e *Epacris* (50). Gêneros importantes nos Estados Unidos e/ou no Canadá são (além da maioria dos supracitados) *Agarista, Andromeda, Arbutus, Bejaria, Ceratiola, Chamaedaphne, Chimaphila, Corema, Empetrum, Eubotrys, Gaylussacia, Kalmia, Leucothoe, Lyonia, Monotropa, Monotropsis, Oxydendrum, Pieris, Pterospora* e *Pyrola.*

Importância econômica e produtos: os frutos comestíveis de *Vaccinium* (mirtilo; Prancha 9.18C) são economicamente importantes. A família contém numerosos *taxa* ornamentais, tais como *Arbutus, Calluna, Erica, Gaultheria, Kalmia, Oxydendrun, Pieris, Rhododendron* (azaléia; Prancha 9.18J) e *Leucothoe. Gaultheria procumbens* é a fonte original do composto aromático salicilato de metila.

Discussão: Ericaceae é aqui delimitada de modo amplo, incluindo cinco famílias adicionais (Empetraceae, Epacridaceae, Monotropaceae, Pyrolaceae e Vacciniaceae) que são freqüentemente aceitas como famílias distintas. A aceitação dessas famílias tornaria Ericaceae s.s. parafilética. Como circunscrito aqui, o grupo é monofilético com base em caracteres morfológicos e em seqüências de *rbcL, matK* e 18S rDNA (Anderberg 1993; Chase et al. 1993; Judd e Kron 1993; Kron 1996; Kron e Chase 1993; Kron et al. 2002; Soltis et al. 1997). O gênero *Enkianthus*, nativo do Leste Asiático, é o grupo-irmão dos demais gêneros da família, que formam um clado sustentado

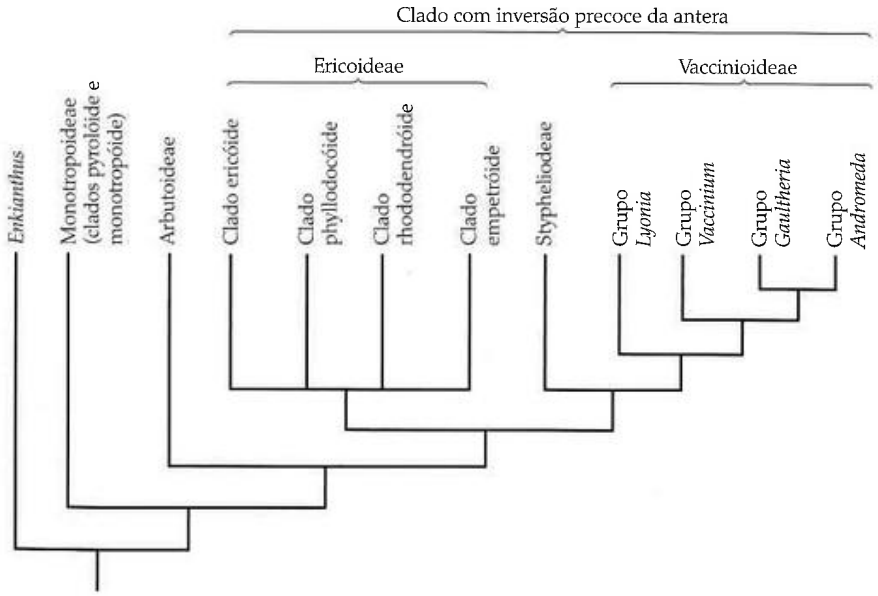


FIGURA 9.111 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Ericaceae. (Adaptada de Kron 1997 e Kron et al. 2002.)

pelo pólen liberado em tétrades tetraédricas, pela ausência de endotécio fibroso (camada mais interna do lóculo da antera) e pela ausência de feixe vascular na rafe da semente (Anderberg 1993, 1994; Judd e Kron 1993; Kron 1996; Kron e Chase 1993; Kron et al. 2002). Muitos subclados podem ser diferenciados dentro desse clado (Figura 9.111).

Ericoideae é caracterizada pelas flores eretas a mais ou menos horizontais, pela perda dos apêndices dos estames e pelas cápsulas geralmente septicidas, embora todos esses caracteres sejam homoplásicos. O clado rhododendróide, incluindo *Rhododendron* e *Menziesia*, é caracterizado pela presença de brácteas protetoras na base da inflorescência, cápsulas septicidas, flores geralmente vistosas, bilaterais e em formato ± campanulado, fios de viscina e anteras desprovidas de apêndices. Um clado morfologicamente semelhante, o clado phyllodocóide, inclui gêneros como *Phyllodoce* e *Kalmia* e também apresenta cápsulas septicidas, mas as flores são radiais. O clado ericóide (*Erica* e *Calluna*) é diagnosticado pela presença de corola persistente. Todos os três grupos fazem parte de um clado que também inclui o clado empetróide, um agrupamento que abrange espécies polinizadas pelo vento. O clado empetróide (*Empetrum, Corema* e *Ceratiola*) é claramente monofilético e sustentado pelo estigma fortemente lobado e expandido, pela corola reduzida e pelos frutos drupáceos.

Outro grupo importante dentro das Ericaceae é Vaccinioideae, que inclui *Vaccinium, Gaylussacia, Cavendishia* e *taxa* afins, com ovário ínfero, e *Lyonia, Pieris, Chamaedaphne, Leucothoe, Gaultheria, Andromeda* e outros *taxa*, com ovário súpero. Os gêneros com ovário ínfero formam um subgrupo monofilético especialmente diverso em hábitats tropicais montanos. Vaccinioideae, caracterizado pelo número cromossômico básico 12, é o grupo-irmão de Styphelioideae (p. ex., *Epacris, Styphelia* e *Leucopogon*). Styphelioideae é monofilética, como indicado pelos estames uniloculares e epipétalos dispostos em um único verticilo, pela presença de folhas paralelinérveas e, em geral, pela ausência de pêlos multicelulares.

As três subfamílias, Ericoideae, Vaccinioideae e Styphelioideae, apresentam uma inversão precoce das anteras, e sequências de DNA sugerem fortemente que constituem um clado (ver Figura 9.111). Em contraste, Monotropoideae e Arbutoideae (ver a seguir) representam linhagens de divergência precoce dentro da família. Essas subfamílias, junto com *Enkianthus*, apresentam anteras de inversão tardia.

Monotropoideae é sustentada pelo hábito mais ou menos herbáceo e pela presença de embriões reduzidos (Anderberg 1993). Dentro desse grupo, as monotropóides (p. ex., *Monotropa, Monotropsis* e *Pterospora*) são facilmente reconhecidas pelo hábito micoparasítico especializado e associado com a perda de clorofila. Esses gêneros representam o desenvolvimento extremo da relação simbiótica com fungos, característica na família. Os fungos parasitados por diversas monotropóides são micorrízicos e aparecem também nas raízes de muitas árvores florestais. *Monotropa*, então, parasita indiretamente essas árvores, já que os nutrientes passam das árvores para os fungos e destes para as monotropóides. O clado pirolóide (p. ex., *Pyrola* e *Chimaphila*) contém ervas providas de clorofila.

Arbutoideae (p. ex., *Arctostaphylos* e *Arbutus*) são árvores ou arbustos com flores simpétalas e urceoladas, ovários súperos e frutos carnosos (drupas ou bagas com a parede interna do fruto fibrosa).

As flores pêndulas, urceoladas, cilíndricas ou campanuladas de Ericaceae tipicamente secretam néctar e são visitadas por abelhas ou vespas. Os insetos se penduram nas flores e procuram o néctar que é secretado na base da corola. Durante o processo, contatam os filetes ou apêndices dos estames, fazendo com que o pólen caia no corpo deles. O estigma está posicionado no centro da entrada estreita da corola e facilmente contata o pólen no corpo dos polinizadores. Em ambientes montanos tropicais, muitas espécies apresentam corolas tubulosas e de coloração avermelhada e são polinizadas por aves. Os fios de viscina associados com o pólen de *Rhododendron* e gêneros afins permitem que uma grande quantidade de tétrades seja retirada das flores pelos polinizadores. As Ericaceae com frutos capsulares são dispersas pelo vento e a maioria apresenta sementes pequenas e/ou aladas. Graças a um deslocamento do pedicelo, as cápsulas são expostas

em posição ereta antes da deiscência. Espécies com bagas (p. ex., *Vaccinium, Cavendishia*) ou drupas (p. ex., *Arctostaphylos, Gaylussacia, Empetrum* e *Styphelia*) são geralmente dispersas por aves.

Referências adicionais: Bidartondo and Bruns 2001; Crayn and Quinn 2000; Crayn et al. 1998; Cullings and Bruns 1992; Hermann and Palser 2000; Hileman et al. 2001; Kron and Judd 1990; Kron and King 1996; Kron et al. 1999; Stevens et al. 2004a; Wallace 1975; Wood 1961.

Sarraceniaceae Dumortier
(Família da sarracenia)

Ervas carnívoras ou subarbustos; folhas alternas e espiraladas, **muito modificadas e formando armadilhas em forma de jarro,** *com aresta ou asa laminar na superfície adaxial e uma lâmina apical relativamente pequena em forma de capuz e superfície interna freqüentemente revestida de pêlos retrorsos e glandulares,* às vezes em rosetas basais; estípulas ausentes. *Flores grandes, ± pêndulas, geralmente solitárias, em escapo,* bissexuais, radiais, *freqüentemente associadas com brácteas conspícuas.* Sépalas, geralmente 5, livres, freqüentemente petalóides. Pétalas geralmente 5, livres, imbricadas. Estames geralmente numerosos; anteras às vezes invertendo-se durante o desenvolvimento; grãos de pólen tricolporados a policolporados. *Carpelos 3-5, conatos;* ovário súpero, com placentação axial ou parietal intrusiva; *em Sarracenia o estilete é expandido e peltado ou em formato de guarda-chuva, com 5 pequenos estigmas embaixo do ápice de cada um dos 5 lobos estigmáticos;* estigmas truncados ou diminutos. Óvulos numerosos, com 1 ou 2 tegumentos e megasporângio de parede fina. Nectários ausentes. *Fruto cápsula loculicida* (Figura 9.112).

Fórmula floral: *, K5, C5, A∞, G(3–5); cápsula

Distribuição e ecologia: distribuição restrita à América do Norte e ao norte da América do Sul; em solos ácidos.

Gêneros/espécies: 3/15. ***Gêneros:*** *Sarracenia* (8 spp.), *Heliamphora* (6) e *Darlingtonia* (1).

Importância econômica e produtos: *Darlingtonia* e *Sarracenia* são cultivadas como curiosidades.

Discussão: Sarraceniaceae é superficialmente semelhante a Nepenthaceae e Droseraceae, devido ao seu hábito carnívoro. No entanto, caracteres morfológicos e de DNA sugerem que Sarraceniaceae não está relacionada com essas famílias da ordem Caryophyllales e que pertence à ordem Ericales (Bayer et al. 1996; Hufford 1992; Kron e Chase 1993). A família deve ser o grupo-irmão da (também carnívora) família Roridulaceae. Caracteres morfológicos e seqüências de *rbcL* e ITS (Bayer et al. 1996) sustentam a monofilia da família.

As folhas tubulosas de *Sarracenia* são variáveis e fornecem caracteres úteis na delimitação específica. Podem ser eretas ou decumbentes, e o capuz apical geralmente dificulta a entrada da chuva (Prancha 9.18B). Essas características folhas são freqüentemente coloridas, secretam fortes odores e estão geralmente providas de glândulas de néctar. As folhas de muitas espécies apresentam "janelas" translúcidas. Insetos atraídos pela coloração ou pelo odor são retidos nas folhas tubulosas, que apresentam a base cheia de um fluido. A saída dos insetos é dificultada pelos pêlos retrorsos que revestem a cavidade interna da folha e, se os insetos não conseguem escapar, morrem e são digeridos por enzimas presentes no fluido. Aparentemente os insetos são fonte de nitrogênio, um elemento limitante nos solos ácidos em que essas plantas habitam.

As flores são visitadas por diversas abelhas e vespas à procura de pólen. A dispersão das pequenas sementes aparentemente é efetuada pelo vento e pela água.

Referências adicionais: de Buhr 1975; Kubitzki 2004b; McDaniel 1971; Wood 1960; Renner 1989a.

Lecythidaceae A. Richard
(Família da castanha-do-pará)

Árvores ou ocasionalmente arbustos ou lianas; **caules com feixes vasculares corticais;** com saponinas triterpenóides, freqüentemente com taninos e às vezes com canais de mucilagem. Pêlos geralmente simples, glandulares ou não. *Folhas alternas e espiraladas, freqüentemente agrupadas no ápice dos ramos, às vezes dísticas, simples, inteiras ou denteadas, dentes de tipo theóide* (com um ápice glandular e decíduo, ver Figura 4.13), com venação peninérvea; estípulas ausentes ou presentes. Inflorescências indeterminadas, terminais ou axilares, às vezes reduzidas a uma flor solitária. *Flores bissexuais,* radiais ou *bilaterais (devido ao desenvolvimento incomum do androceu).* Sépalas geralmente 4-6, livres ou conatas, imbricadas ou valvadas. *Pétalas em geral 4-6, em geral livres,* imbricadas, ocasionalmente ausentes. *Estames geralmente numerosos,* os mais próximos do gineceu se desenvolvem antes, *em geral conatos, e nos gêneros mais especializados a porção fusionada é assimétrica e produzida em um lado da flor, formando uma estrutura aplanada que pode curvar-se sobre o ovário, sendo que alguns estames estão reduzidos e modificados como estaminódios;* grãos de pólen tricolporados, às vezes com os colpos fusionados entre si. *Carpelos 2-8, conatos;* **ovário ínfero ou semi-ínfero,** raro súpero, com placentação axial; estigma capitado a lobado. Óvulos 1 a muitos por lóculo, com megasporângio de parede fina. Nectários ausentes ou néctar produzido pelos estaminódios. *Fruto cápsula, freqüentemente grande e dura, geralmente de deiscência circuncisa (com um opérculo),* às vezes cápsula indeiscente, drupa ou noz; sementes grandes, freqüentemente providas de arilo carnoso ou achatado na forma de asa; embrião grande e oleoso, freqüentemente com hipocótilo muito espessado; endosperma ausente ou presente (e então ruminado).

Fórmula floral:

X ou *, K(4–6), C4–6, A(∞), $\underline{\overline{G(2–6)}}$ cápsula (deiscente através de um opérculo)

Distribuição e ecologia: amplamente distribuída nos trópicos e especialmente diversa nas florestas úmidas da América do Sul.

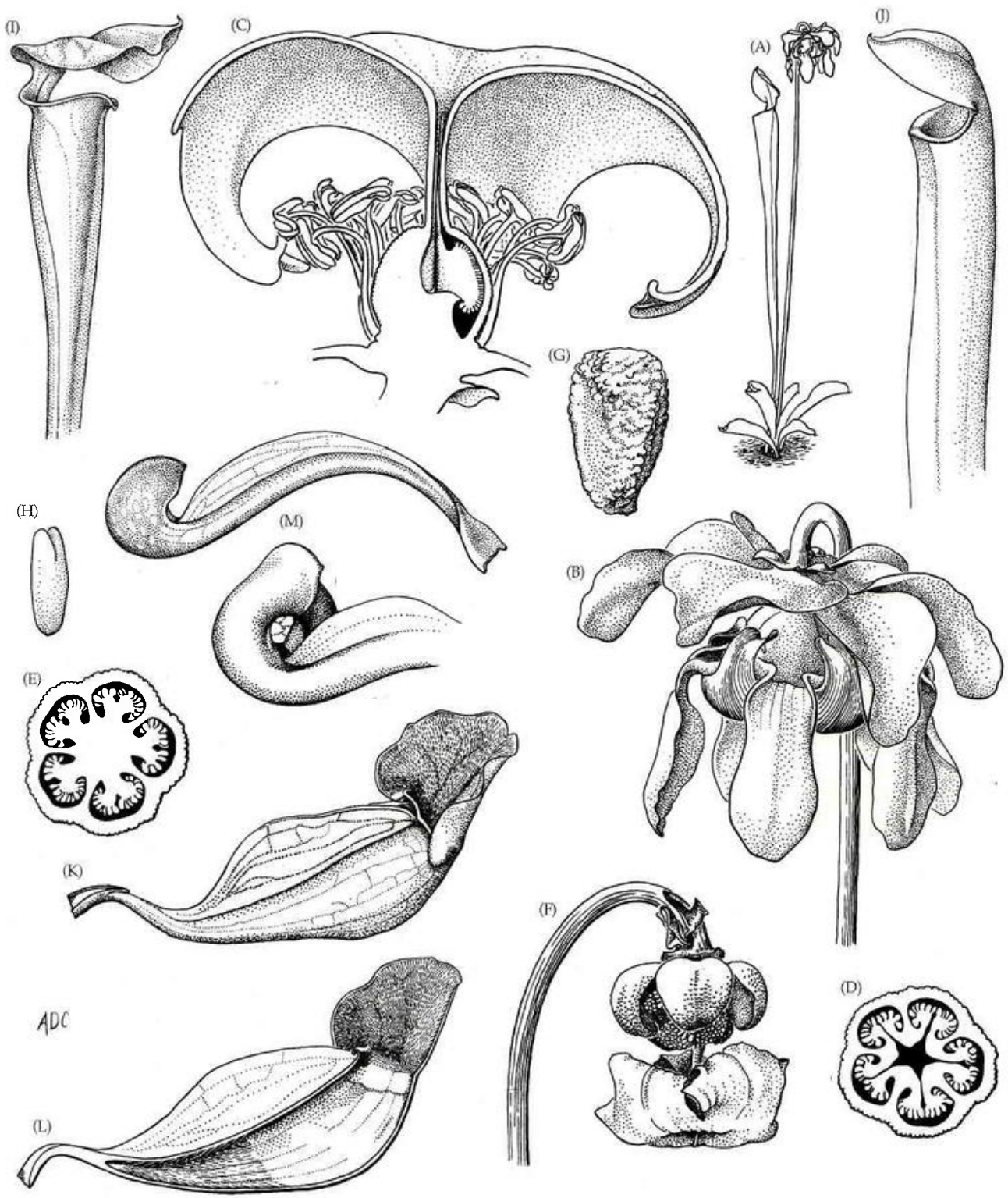


FIGURA 9.112 Sarraceniaceae. (A-H) *Sarracenia oreophila*: (A) planta florida (× 7,5); (B) flor (× 1); (C) androceu e gineceu em secção longitudinal (× 2); (D) parte superior do ovário em secção transversal (× 3); (E) parte inferior do ovário em secção transversal (× 3); (F) cápsula, observe o estilete expandido e persistente (× 1); (G) semente (× 12); (H) embrião (× 12). (I) *S. flava*: parte superior de folha (× 0,5). (J) *S. rubra*: parte superior de folha (× 1). (K, L) *S. purpurea*: (K) folha (× 0,5); (L) folha em secção longitudinal, observe a porção basal e apical com pêlos retrorsos (× 0,5). (M) *S. psittacina*: folhas (× 1). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 44.)

Gêneros/espécies: 17/282. ***Principais gêneros:*** *Eschweilera* (85), *Gustavia* (40), *Barringtonia* (40) e *Lecythis* (26). A família não ocorre como nativa nos Estados Unidos. Ocasionalmente, *Barringtonia, Gustavia e Couroupita* são cultivados no sul da Flórida.

Importância econômica e produtos: *Bertholletia excelsa* fornece sementes comestíveis (castanha-do-pará); as sementes de muitas outras espécies de *Lecythis* também são comestíveis. *Couroupita guianensis* (abricó-de-macaco) e algumas espécies de *Barringtonia* são cultivadas como plantas ornamentais. A maioria das espécies fornece madeira de boa qualidade.

Discussão: caracteres morfológicos e seqüências de nucleotídeos de cpDNA (Morton et al. 1997a,b) sustentam a monofilia de Lecythidaceae. A família compõe-se de cinco clados principais (aqui considerados subfamílias; ver Morton et al. 1997b, 1998; Thorne 2001). *Napoleonaea* e *Crateranthus* (Napoleonaeoideae) constituem o grupo-irmão dos outros gêneros da família e formam um clado diagnosticado pelas anteras extrorsas, um androceu incomum com uma fileira externa de estaminódios fusionados e formando uma pseudocorola radial, bem como pela perda das pétalas. O segundo clado a divergir dos outros compreende *Asteranthos, Oubanguia, Scytopetalum* e *taxa* afins (Scytopetaloideae); esse clado é característico, pois apresenta sementes com endosperma ruminado. No entanto, a maior parte das espécies pertence à Barringtonioideae ou à Lecythidoideae. Essas duas subfamílias são grupos-irmãos. Barringtonioideae (*Barringtonia, Planchonia* e *taxa* afins) constitui um clado do Velho Mundo caracterizado pelo pólen com colpos fusionados e pela redução para uma única semente no fruto. Lecythidoideae é restrita aos neotrópicos e constitui a maior subfamília (contendo, p. ex., *Bertholletia, Couroupita, Eschweilera, Grias, Gustavia* e *Lecythis*). A monofilia desse grupo é sustentada pelo número cromossômico haplóide 17. Lecythidoideae contém todos os gêneros com flores especialmente zigomorfas.

As grandes e vistosas flores de Lecythidaceae são geralmente polinizadas por diversas abelhas e vespas. A família apresenta uma interessante tendência evolutiva a partir de flores radiais com muitos estames, que oferecem pólen como recompensa, até flores zigomorfas, com menos estames (e muitos estaminódios) que atraem abelhas Euglossini à procura de néctar. Em algumas espécies derivadas, o néctar é secretado por estaminódios modificados. A polinização por morcegos também é conhecida (pelo menos em uma espécie de *Lecythis* e em uma de *Barringtonia;* Prancha 9.18D). As sementes de Lecythidaceae são dispersas por uma grande variedade de animais (mamíferos, incluindo roedores, macacos e morcegos, bem como diversas aves e peixes) que são atraídos pelas sementes ariladas ou pela parede interna do fruto que também pode ser consumida. A dispersão pela água ocorre em alguns *taxa* ribeirinhos (p. ex., *Allantoma*); algumas poucas espécies (p. ex., de *Cariniana* e *Couratari*) são dispersas pelo vento e apresentam arilo modificado na forma de asa.

Referências adicionais: Mori and Prance 1990; Mori et ail. 1978; Prance and Mori 1978, 1979, 2004.

Polemoniaceae A. L. de Jussieu
(Família do flox)

Ervas ou ocasionalmente arbustos, arvoretas ou lianas. Pêlos diversos, com freqüência glandulosos. Folhas alternas e espiraladas, opostas ou verticiladas, simples, fendidas ou compostas pinadas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, terminais ou às vezes flores solitárias e axilares. *Flores bissexuais, radiais, geralmente vistosas.* Sépalas geralmente 5 e conatas. *Pétalas geralmente 5, fortemente conatas, com freqüência formando um tubo ± estreito, os lobos geralmente plicados e convolutos.* **Estames geralmente 5;** *filetes adnatos ao tubo da corola;* grãos de pólen 4 a policolporados ou porados. *Carpelos 3,* conatos; *ovário súpero,* com placentação axial; estigmas na face superior dos ramos do estilete. Óvulos 1 a numerosos por lóculo, com 1 tegumento e providos de megasporângio de parede fina. Presença de disco nectarífero. Fruto geralmente cápsula loculicida; testa às vezes mucilaginosa quando umedecida (Figura 9.113).

Fórmula floral: *, K(5), C(5), A5, G(3); cápsula

Distribuição: amplamente distribuída, porém mais diversa em regiões temperadas, sobretudo no Oeste da América do Norte.

Gêneros/espécies: 18/380. ***Principais gêneros:*** *Phlox* (70 spp.), *Gilia* (50), *Linanthus* (35), *Navarretia* (30), *Ipomopsis* (30) e *Polemonium* (25). Gêneros importantes (além dos supracitados) que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Aliciella, Alophyllum, Collomia, Eriastrum, Giliastrum, Leptodactylon, Loeselia* e *Microsteris.*

Importância econômica e produtos: a família é mais conhecida pelas suas espécies ornamentais, incluindo *Gilia, Phlox* e *Polemonium,* que apresentam flores vistosas e diversamente coloridas.

Discussão: Polemoniaceae tem sido incluída em Solanales devido às suas flores radiais com corola gamopétala e plicada (Prancha 9.18H). No entanto, caracteres de DNA (Olmstead et al. 1993; Porter e Johnson 1998; Johnson et al. 1999) e morfológicos (Hufford 1992) indicam que essa família pertence a Ericales. Análises de seqüências de nucleotídeos sugerem que os gêneros lenhosos e tropicais de Polemoniaceae formam um complexo basal e parafilético dentro da família (hoje tratados como Cobaeoideae, com folhas uniformes, e Acanthogilioideae, com folhas dimórficas), enquanto os *taxa* herbáceos de regiões temperadas, como *Ipomopsis, Linanthus, Navarretia, Polemonium, Phlox* e *Gilia,* constituem um grupo monofilético (Johnson et al. 1996; Porter e Johnson 1998, 2000; Prather et al. 2000; Steele e Vilgalys 1994).

As flores de Polemoniaceae são diversamente coloridas (às vezes variando dentro da mesma espécie, como ocorre em *Phlox drumondii;* ver Kelly 1920) e apresentam formatos diversos, atraindo abelhas, moscas, coleópteros, mariposas, borboletas, bem como aves e morcegos. A maioria das espé-

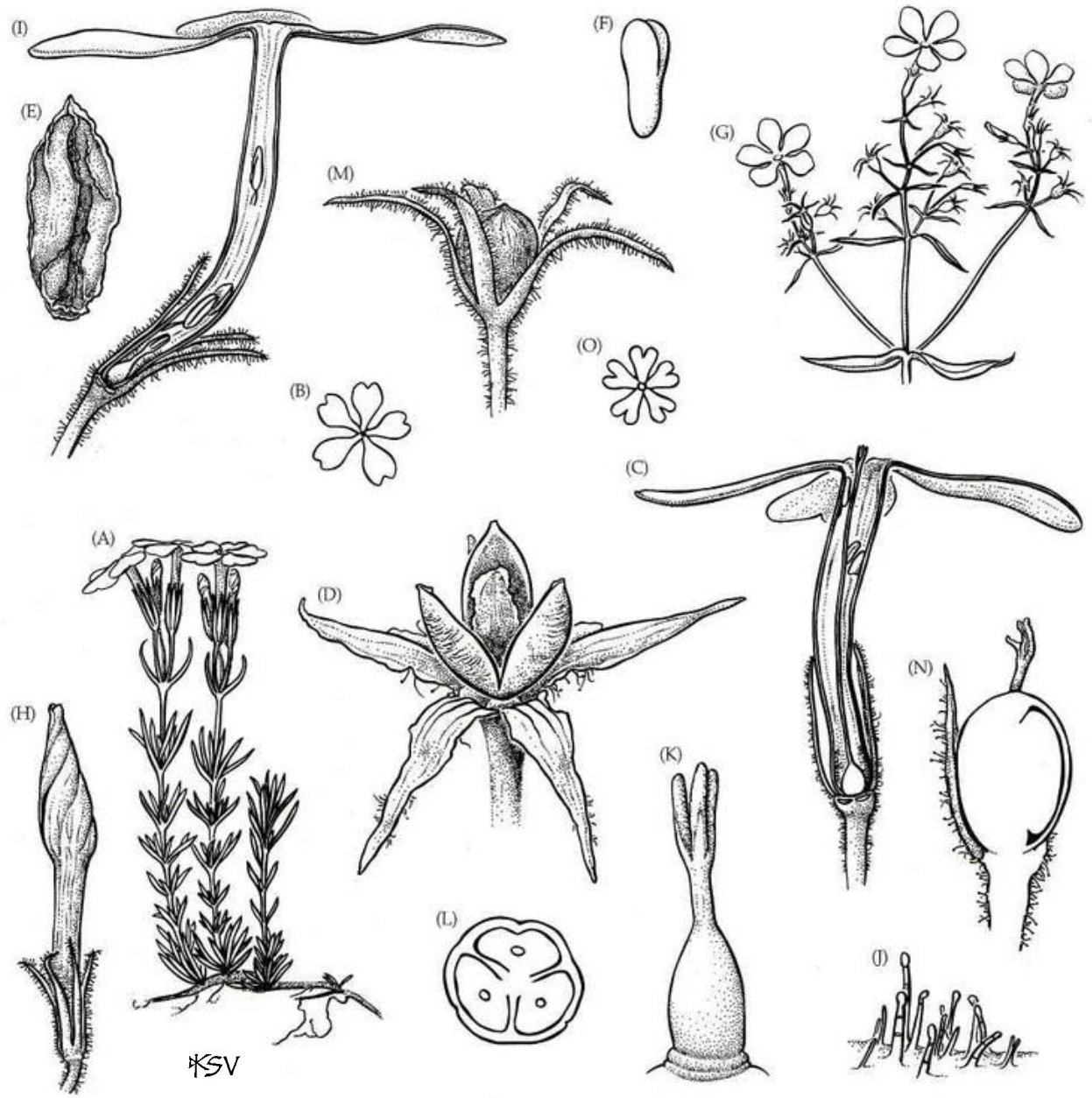


FIGURA 9.113 Polemoniaceae. (A-F) *Phlox nivalis:* (A) planta florida (× 1); (B) flor, vista de cima (× 0,75); (C) flor em secção longitudinal, observe os estames epipétalos (× 4); (D) cápsula com cálice persistente (× 4); (E) semente (× 15); (F) embrião (× 15). (G-N) *P. divaricata* var. *laphamii:* (G) inflorescência (× 0,5); (H) botão com corola convoluta (× 4); (I) flor em secção longitudinal (× 4); (J) pêlos glandulares (muito aumentados); (K) gineceu, observe os três estigmas (× 15); (L) ovário em secção transversal com um único óvulo por lóculo (× 30); (M) fruto imaturo (× 4); (N) fruto imaturo em secção longitudinal (× 5,5). (O) *P. divaricata* var. *divaricata:* flor, vista de cima (× 0,75). (Fonte: Ilustração original preparada para o projeto Generic Flora of the Southeastern U.S. Utilizada com autorização.)

cies é alógama devido à presença de protandria. A dispersão das pequenas sementes deve ser externa e facilitada pela cobertura mucilaginosa, embora a dispersão pelo vento e/ou pela água também pode ocorrer.

Referências adicionais: Grant 1959; Grant and Grant 1965; Wilken 2004; Wilson 1960c.

ASTERÍDEAS-NÚCLEO

Todos os grupos faltantes cobertos neste capítulo constituem o clado das asterídeas-núcleo, que é dividido em dois subclados: as lamídeas (euasterídeas I) e campanulídeas (euasterídeas II) (ver Figura 9.4). As asterídeas-núcleo apresentam

flores com estames epipétalos e em número igual (ou menor) ao dos lobos da corola e um gineceu geralmente composto por dois carpelos fusionados. Caracteres moleculares sustentam fortemente a monofilia desse clado. As lamídeas geralmente são caracterizadas pelas folhas opostas, flores hipóginas e "simpetalia precoce", com o primórdio da corola em forma de anel, enquanto as campanulídeas geralmente apresentam folhas alternas, flores epíginas e "simpetalia tardia", com primórdios das pétalas diferenciados (Bremer et al. 2001; Soltis et al. 2005).

Lamídeas (Euasterídeas I)

Solanales

Solanales é tentativamente considerada monofilética com base nas suas características flores radiais com corola gamopétala e plicada. Os integrantes desse agrupamento apresentam folhas simples, alternas, desprovidas de estípulas e flores com um número de estames igual ao das pétalas. Esses *taxa* carecem de iridóides. A ordem consiste em 6 famílias e cerca de 7.400 espécies. As principais famílias são **Solanaceae** (incluindo Nolanaceae) e **Convolvulaceae** (incluindo Cuscutaceae). A posição filogenética de **Boraginaceae** (incluindo Hydrophyllaceae) ainda não está clara, e esse grupo, caracterizado por inflorescências do tipo cima escorpióide, é incluído aqui apenas por conveniência. Análises incluindo Boraginaceae (p. ex., Soltis et al. 2000; Albach et al. 2001b) indicaram uma relação com Lamiales, com Lamiales + Solanales (Bremer et al. 2002), com Gentianales + Solanales + Lamiales (Hilu et al. 2003) ou apenas com Solanales (Chase et al. 1993; Olmstead et al. 2000). Esta última possibilidade também é sustentada pela presença de corolas plicadas. Caracteres de DNA sugerem que Solanales está mais proximamente relacionada com Gentianales e Lamiales (Bremer et al. 2002; Downie e Palmer 1992; Olmstead et al. 1992, 1993, 2000; Soltis et al. 2000). Solanaceae e Convolvulaceae são consideradas famílias-irmãs, com base na sinapomorfia anatômica da presença de floema interno, presença de alcalóides quimicamente semelhantes e devido a muitos caracteres de cpDNA (Figura 9.114).

Solanaceae A. L. de Jussieu
(Família do tomate e da batata)

Ervas, arbustos, árvores ou lianas; em geral com floema interno; presença de diversos alcalóides. Pêlos diversos, mas freqüentemente estrelados ou ramificados, às vezes com acúleos. *Folhas alternas e espiraladas,* freqüentemente em pares no mesmo lado do caule, *simples, às vezes profundamente lobadas* ou até compostas pinadas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea; estípulas ausentes. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais, mas geralmente parecendo laterais. *Flores geralmente bissexuais e radiais. Sépalas geralmente 5, conatas,* persistentes, às vezes expandindo-se durante o desenvolvimento do fruto. *Pétalas geralmente 5, conatas, com freqüência formando uma corola em formato de disco, tubulosa, campanulada ou fusiforme, claramente plicada (com linhas de dobradura), com a região marginal dos lobos da corola freqüentemente involutos ou convolutos,* às vezes imbricadas ou valvadas. *Estames geralmente 5; filetes adnatos à corola;* anteras geralmente 2-loculares, com deiscência longitudinal ou poricida, às vezes aderidas entre si; grãos de pólen 3 a 5-colpados ou colporados. *Carpelos geralmente* 2 (-5), **obliquamente orientados em relação ao plano mediano da flor,** *conatos; ovário súpero* inteiro a profundamente lobado, *em geral com placentação axial e 2 lóculos;* estilete terminal a ginobásico; estigma 2-lobado. *Óvulos geralmente numerosos por lóculo,* ocasionalmente reduzidos a 1, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco nectarífero presente ou ausente. *Fruto geralmente baga, cápsula septífraga* ou esquizocarpo de núculas; sementes freqüentemente achatadas (Figura 9.115).

Fórmula floral: *, K(5), C(5), A5, G(2); baga, cápsula

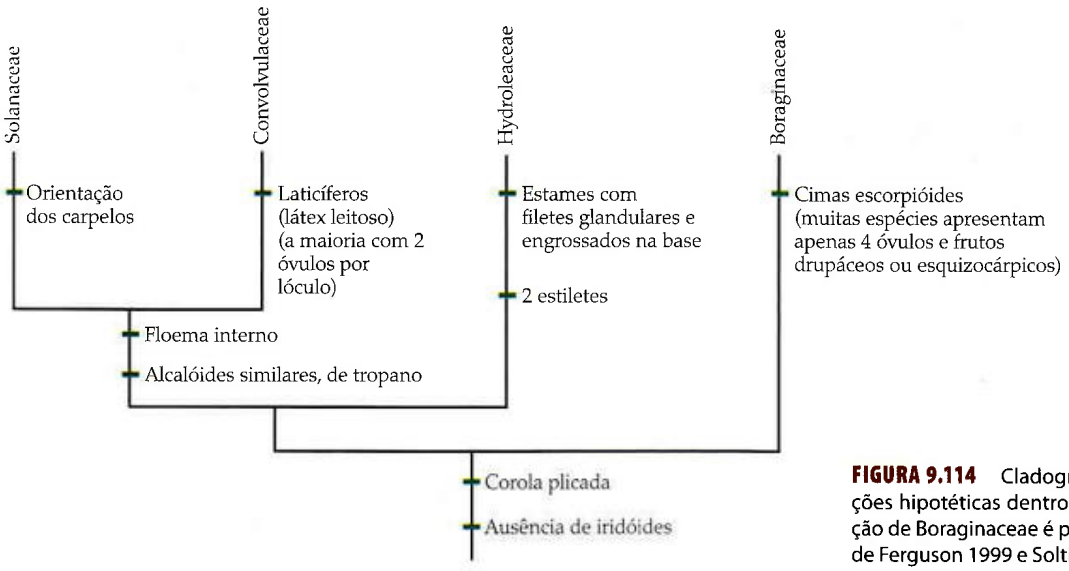


FIGURA 9.114 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Solanales. A localização de Boraginaceae é problemática. (Modificada de Ferguson 1999 e Soltis et al. 2000.)

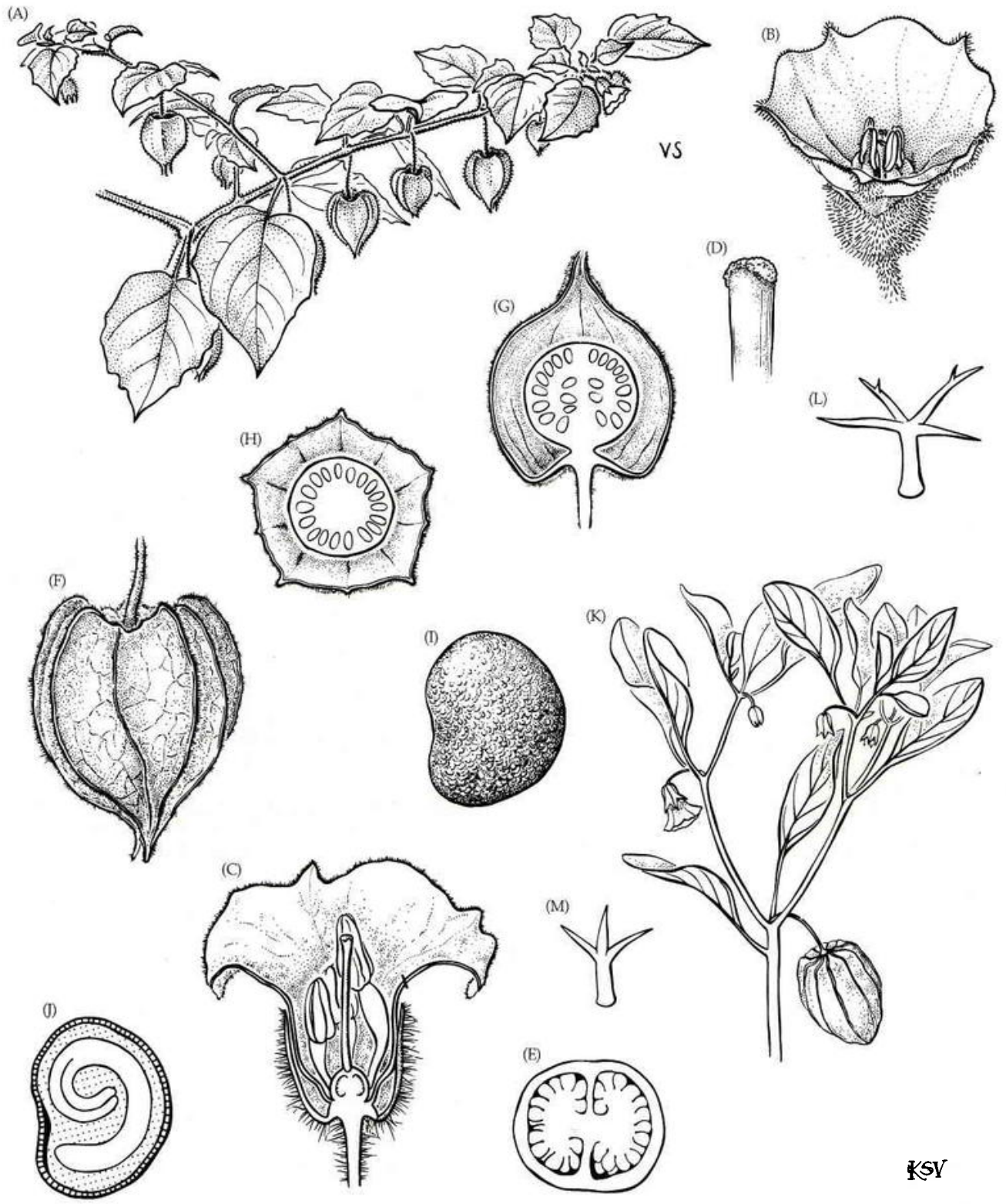


FIGURA 9.115 Solanaceae. (A-J) *Physalis heterophylla:* (A) ramo com flores e frutos (× 0,35); (B) flor (× 2,5); (C) flor em secção longitudinal (× 5,5); (D) estigma (muito aumentado); (E) ovário em secção transversal (× 22); (F) cálice acrescente e maduro envolvendo a baga (× 4); (G) baga e cálice em secção longitudinal (× 1,5); (H) baga e cálice em secção transversal (× 1,5); (I) semente (× 12); (J) semente em secção, endosperma pontilhado, embrião em branco (× 12). (K-M) *P. walteri:* (K) ramo com flores e frutos (× 0,35); (L, M) pêlos ramificados (muito aumentados). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 98.)

Chave para as Principais Famílias de Solanales

1. Ovário com 4 óvulos 2
1. Ovário com mais de 4 óvulos (ou, se somente 4, com placentação parietal. 3
2. Caules sem floema interno e sem laticíferos (sem látex), inflorescência com freqüência escorpióide/helicóide; folhas com pêlos unicelulares firmes providos de um cistólito na base e paredes calcificadas ou silicificadas e, portanto, ásperas ao toque; fruto drupa com muitos caroços ou um esquizocarpo que se divide em 4 pequenas núculas . . . . . **Boraginaceae**
2. Caules com floema interno, geralmente com laticíferos (látex leitoso); inflorescências e pêlos não como acima; fruto cápsula. . . . . **Convolvulaceae**
3. Caules sem floema interno; inflorescência escorpióide; placentação parietal; flores sem disco nectarífero . . . . . **Boraginaceae**
3. Caules com floema interno; inflorescência geralmente não escorpióide; placentação axial; flores com disco nectarífero . . . . . **Solanaceae**

Distribuição e ecologia: a família é amplamente distribuída, porém é muito mais diversa nos neotrópicos. Muitas espécies ocorrem em hábitats alterados.

Gêneros/espécies: 102/2.510. ***Principais gêneros:*** *Solanum* (1.400 spp.), *Lycianthes* (200), *Cestrum* (175), *Nicotiana* (100), *Physalis* (100) e *Lycium* (90). Numerosos gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá, alguns dos quais são *Capsicum, Datura, Solanum, Lycium, Nicotiana, Petunia* e *Physalis.*

Importância econômica e produtos: a maioria dos integrantes da família é venenosa devido à presença de alcalóides de tropano ou esteróides. Muitas espécies são fontes de drogas de uso farmacêutico e algumas apresentam poderosos narcóticos, entre elas podemos citar *Nicotiana* (fumo, Prancha 9.19E), *Atropa* (beladona) e *Datura* (estramônio). Surpreendentemente, a família também fornece frutos comestíveis, tais como os pimentões (*Capsicum* spp., cujo sabor "picante" é conferido pelo alcalóide capsicina), o tomate (*Solanum lycopersicum*; Prancha 9.19H), a berinjela (*S. melongena*), os tomates de árvore (*S. betacea*) e a fisális (*Physalis ixocarpa*). Os tubérculos de *Solanum tuberosum* (batata, batata-inglesa) são importantes fontes de amido na dieta humana. Muitos gêneros são ornamentais, incluindo *Brunfelsia* (dama-da-noite), *Cestrum, Datura, Petunia* (petúnias), *Physalis* (fisális) e *Solanum* (Prancha 9.19A).

Discussão: Solanaceae é considerada monofilética com base em caracteres morfológicos e de cpDNA (Olmstead e Palmer 1991, 1992). As relações infrafamiliares têm sido investigadas por D'Arcy (1979, 1991), utilizando caracteres morfológicos, por Olmstead e Palmer (1991, 1992, 1997), Olmstead e Sweere (1994) e Olmstead e colaboradores (1995, 1999), mediante a análise cladística de seqüências de *rbcL* e *ndhF* e de caracteres de sítios de restrição de cpDNA, e por Martin e Barkman (2005), com base no gene nuclear da metil transferase do ácido salicílico, junto com seqüências de *rbcL* e *ndhF*. A família freqüentemente tem sido dividida em dois grandes subgrupos, Cestroideae (p. ex., *Brunfelsia, Petunia, Cestrum, Nicotiana* e *Schizanthus*), definido pela presença de embriões retos a ligeiramente curvos e sementes prismáticas a subglobosas, e Solanoideae (p. ex., *Solanum, Capsicum, Lycianthes, Datura, Physalis, Lycium, Atropa* e *Mandragora*), com embriões curvos e sementes achatadas e discóides. Os integrantes de Cestroideae tipicamente apresentam cápsulas, enquanto as espécies de Solanoideae apresentam bagas ou cápsulas. *Nolana* e *taxa* afins são característicos pela presença de estilete ginobásico e ovário profundamente lobado e hoje são incluídos em Solanaceae, por exemplo, como a pequena subfamília Nolanoideae (D'Arcy 1979,1991; Thorne 1992), ou em Solanoideae (Olmstead et al. 1999). Anteriormente, os sistematas (Cronquist 1981) costumavam considerar esse grupo como uma família à parte. As análises cladísticas de Olmstead e Palmer (1992), Olmstead e colaboradores (1995, 1999) e Martins e Barkman (2005) demonstraram que "Cestroideae" constitui um agrupamento basal e parafilético, que é dividido em seis subfamílias por Olmstead e colaboradores (1995). Flores zigomorfas evoluíram muitas vezes dentro desse complexo. Em contraste, a monofilia de Solanoideae é sustentada por caracteres de cpDNA, pelas sementes discóides e pelos embriões curvos. *Nolana* (Nolanoideae) está inserida em Solanoideae; seu reconhecimento, seja como família ou subfamília, deve-se à ênfase excessiva no seu incomum ovário multilobado. Dentro das antigas Cestroideae, gêneros como *Nicotiana* e *Anthocercis* (agora em Nicotianoideae) são o grupo-irmão de Solanoideae e constituem um clado diagnosticado pelo número cromossômico básico 12 (Martins e Barkman 2005; Olmstead et al. 1999). A monofilia do grande gênero Solanum é sustentada apenas com a inclusão de *Lycopersicum* e *Cyphomandra* (Bohs e Olmstead 1997; Olmstead e Palmer 1997; Spooner et al. 1993, 2005). *Solanum* s.l. é diagnosticado pelas características corolas profundamente lobadas e em forma de disco, pelas anteras geralmente conniventes e poricidas, e por caracteres de sítios de restrição de cpDNA e seqüências de *rbcL* e *ndhF*. *Solanum* e muitos outros integrantes de Solanoideae apresentam bagas (um caráter apomórfico).

As flores de Solanaceae geralmente são vistosas e atraem diversas abelhas, vespas, moscas, borboletas e mariposas. *Solanum* não produz néctar e é polinizado por abelhas à procura de pólen. O pólen é removido por vibração ou manipulação das anteras. Em contraste, *Cestrum* e *Datura* atraem insetos à procura de néctar, tais como mariposas e borboletas. As bagas coloridas são dispersas por aves.

Referências adicionais: Evans 1979; Roddick 1986,1991.

Convolvulaceae A. L. de Jussieu
(Família da batata-doce)

Geralmente lianas, com freqüência rizomatosas, ocasionalmente parasíticas com pouca ou nenhuma clorofila; raízes com freqüência estocando carboidratos; floema interno geralmente presente, **em geral com laticíferos e látex leitoso;** às vezes com alcalóides. Pêlos diversos, freqüentemente bifurcados ou simples. *Folhas alternas e espiraladas, simples,* às vezes lobadas ou compostas, em geral inteiras, com venação peninérvea ou às vezes palmada, ocasionalmente reduzidas; *estípulas ausentes.* Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. *Flores geralmente bissexuais, radiais. Sépalas geralmente 5, em geral livres ou ligeiramente conatas,* persistentes. *Pétalas geralmente 5, fortemente conatas e formando corola em forma de funil, claramente plicada (com linhas de dobradura), com a porção marginal de cada lobo dobrada para dentro e com a porção mediana de cada lobo em arranjo valvado no botão, e freqüentemente também convolutas com uma torção em sentido horário,* mas ocasionalmente apenas imbricadas. *Estames geralmente 5; filetes epipétalos,* com freqüência de comprimentos desiguais; grãos de pólen geralmente tricolpados a poliporados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero,* inteiro a fortemente 2 ou 4-lobado, *geralmente com placentação axial;* estilete(s) terminal(ais) a ginobásico(s); estigma(s) 1 ou 2, capitado(s), lobado(s) ou linear(es). *Óvulos geralmente 2 por lóculo,* em geral com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco nectarífero geralmente lobado. *Fruto geralmente cápsula de deiscência septífraga, circuncisa ou irregular* (Prancha 9.19D); embrião reto ou curvo, com os cotilédones dobrados ou reduzidos (Figura 9.116; ver também Figura 4.47G, H).

Fórmula floral: *, K5, C(5), A5, G(2); cápsula

Distribuição: família amplamente distribuída, porém mais diversa em regiões tropicais e subtropicais.

Gêneros/espécies: 55/1.930. ***Principais gêneros:*** *Ipomoea* (600 spp.), *Convolvulus* (250), *Cuscuta* (150) e *Jacquemontia* (120). Numerosos gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá. Gêneros dignos de nota (além dos supracitados) são *Bonamia, Calystegia, Dichondra, Evolvulus, Merremia* e *Stylisma.*

Importância econômica e produtos: *Ipomoea batatas* (batata-doce) é economicamente importante devido às suas raízes comestíveis. Muitas espécies são venenosas. Os gêneros *Ipomoea, Jacquemontia, Porana* e *Dichondra* fornecem espécies ornamentais.

Discussão: A monofilia de Convolvulaceae é sustentada por caracteres moleculares e pela presença de laticíferos. *Humbertia* provavelmente é o grupo-irmão dos demais gêneros da família, que apresentam em comum a redução para apenas dois óvulos por carpelo (Stefanovic et al. 2002, 2003). O grupo é dividido em 12 tribos, com base em caracteres moleculares (seqüências dos genomas nuclear, de cloroplasto e de mitocôndria) e morfológicos (p. ex., presença ou ausência do hábito parasítico, venação foliar, número e comprimento dos estiletes, formato do estigma, tipo e deiscência dos frutos e caracteres do pólen e da sua ornamentação). Cuscutaceae freqüentemente é segregada em razão de suas numerosas especializações decorrentes do hábito parasítico: redução no conteúdo de clorofila, folhas reduzidas em formato de escamas, presença de haustórios e de embriões reduzidos. *Dichondra* e *taxa* afins são às vezes segregados em Dichondraceae, devido a seus estiletes ginobásicos. O reconhecimento de qualquer uma dessas famílias torna Convolvulaceae s.s. parafilética (Neyland 2001; Stefanovic et al. 2002, 2003).

As flores de Convolvulaceae geralmente são vistosas e atraem diversos insetos (Prancha 9.19B). Elas abrem por um dia ou menos (às vezes por poucas horas) e depois a corola murcha. Algumas espécies de *Ipomoea* são polinizadas por beija-flores. As flores secretam néctar. As sementes são relativamente grandes, mas provavelmente são dispersas pelo vento, sobretudo quando retidas pelas cápsulas infladas e de consistência papirácea.

Referências adicionais: Austin 1979; Allard 1947; Wilson 1960b.

Boraginaceae A. L. de Jussieu
(Família do confrei)

Ervas ou arbustos a árvores, ocasionalmente lianas ou parasitas de raízes; floema interno ausente; muitas vezes com alcalóides. Pêlos diversos, mas *freqüentemente unicelulares, com um cistólito basal e com paredes calcificadas ou silicificadas, tornando as plantas ásperas ao tato. Folhas alternas e espiraladas, simples,* às vezes profundamente lobadas ou até compostas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea; *estípulas ausentes.* **Inflorescências determinadas, em geral formando cimas escorpióides (isto é, eixos retorcidos com as flores na face superior e que vão se tornando retos à medida que as flores amadurecem;** Prancha 9.19F), em geral terminais. *Flores geralmente bissexuais e radiais.* Sépalas geralmente 5, livres a conatas. *Pétalas geralmente 5, fortemente conatas e formando uma corola em forma de disco, afunilada ou campanulada, plicada (com linhas de dobradura),* imbricadas ou convolutas. *Estames geralmente 5; filetes epipétalos;* grãos de pólen tricolporados ou triporados a policolpados ou policolporados. *Carpelos geralmente 2, conatos; ovário súpero,* esférico a profundamente 4-lobado, com placentação axial *e 4 lóculos (os lóculos dos carpelos são secundariamente divididos pela formação de septos falsos) ou com placentação parietal e em geral com muitos óvulos;* estilete(s) terminal(is) ou ginobásico(s); estigma(s) 1 e 2 lobado(s), 2 ou

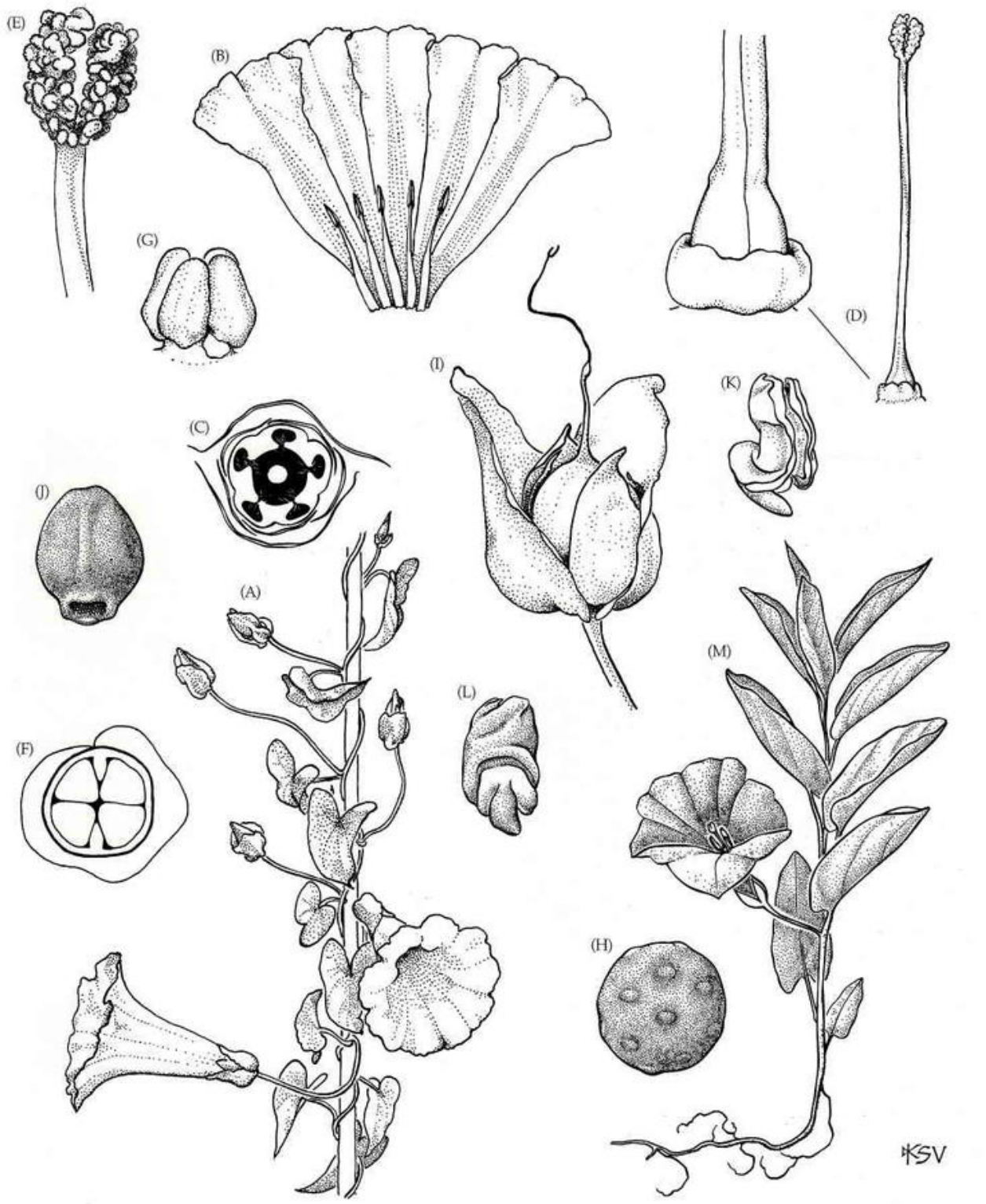


FIGURA 9.116 Convolvulaceae. (A-L) *Calystegia sepium:* (A) liana com flores (× 0,5); (B) corola estendida; observe as dobraduras na corola e os estames epipétalos (× 1); (C) flor em secção transversal acima do ovário, observe as duas grandes bractéolas, sépalas livres, tubo da corola com filetes adnatos e estilete (× 2); (D) gineceu e disco nectarífero (× 2; detalhe × 8); (E) ápice do estilete e estigmas (× 7); (F) ovário e disco nectarífero irregular em secção transversal, observe o septo incompleto e quatro óvulos (× 8); (G) quatro óvulos removidos do ovário (× 8); (H) grão de pólen pantoporado (muito aumentado); (I) cápsula com brácteas persistentes e sépalas (× 2); (J) semente, superfície adaxial (× 5); (K, L) duas vistas de um embrião, observe os cotilédones dobrados (muito aumentado). (M) *C. spithamaea:* planta florida. (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 92.)

(A)

Solanales: Solanaceae
Solanum dulcamara: flores

(B)

Solanales: Convolvulaceae
Convolvulus arvensis: flores

(C)

Solanales: Boraginaceae
Cordia lutea: flores

(D)

Solanales: Convolvulaceae
Merremia dissecta: liana com fruto

(E)

Solanales: Solanaceae
Nicotiana tabacum: flores

(F)

Solanales: Boraginaceae
Symphytum officinale: inflorescência escorpióide

(G)

Solanales: Boraginaceae
Cynoglossum amabile: frutos 4-lobados

(H)

Solanales: Solanaceae
Solanum lycopersicon: frutos

PRANCHA 9.19 Eudicotiledôneas: Solanales

4, capitado(s) a truncado(s). Óvulos 1 por lóculo ou numerosos, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco nectarífero geralmente presente ao redor da base do ovário. Fruto drupa com caroço(s), cada um contendo 14, 22 ou 41 sementes, esquizocarpo geralmente contendo núculas com 41 sementes ou uma cápsula loculicida ou de deiscência irregular; embrião reto a curvo; endosperma presente ou ausente (Figura 9.117).

Fórmula floral:

*, K(5), C(5), A5, G(2); cápsula, drupa, esquizocarpo, com 2 ou 4 núculas

Distribuição: família amplamente distribuída em regiões temperadas e tropicais.

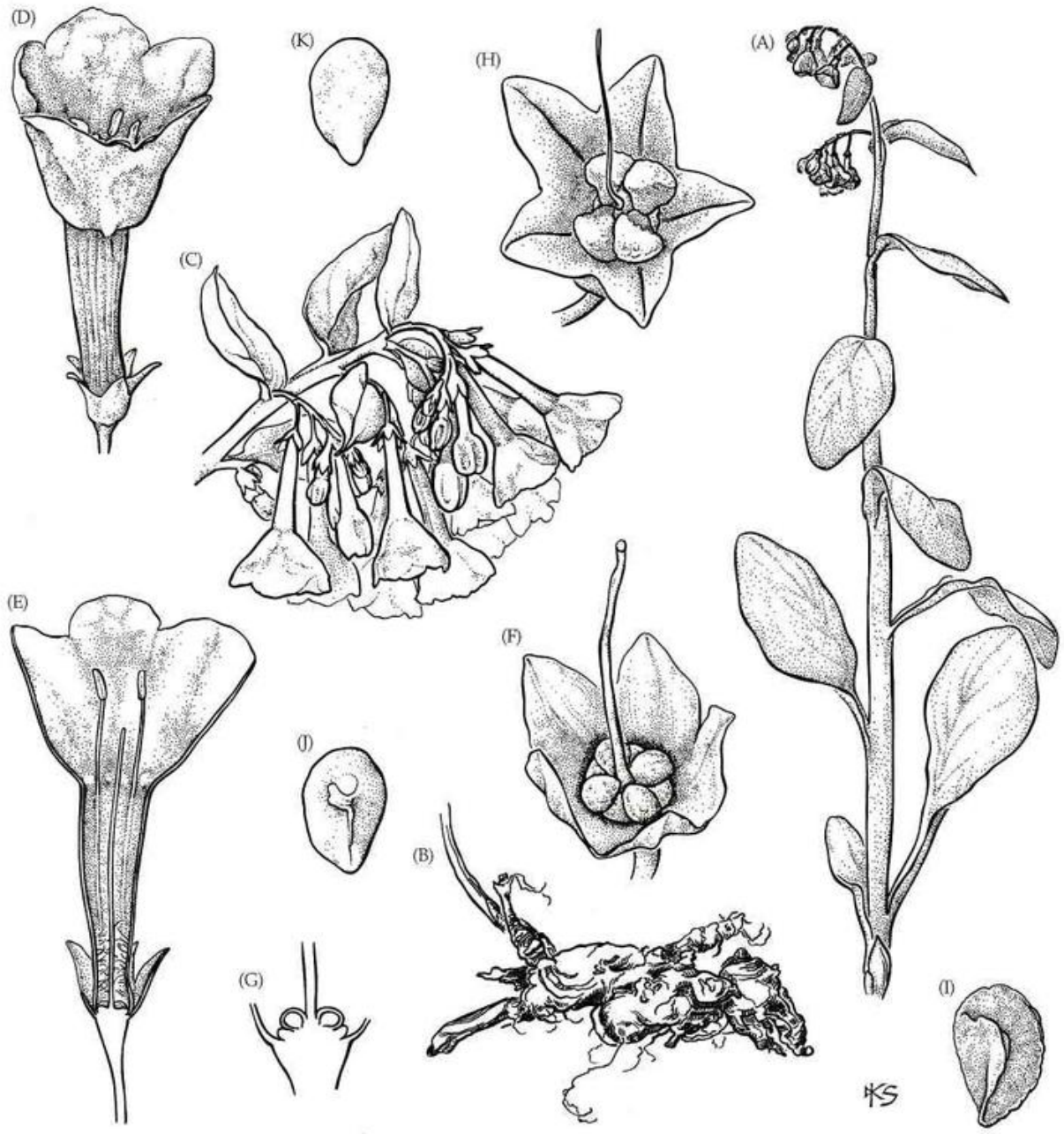


FIGURA 9.117 Boraginaceae. *Mertensia virginica:* (A) planta florida (× 0,35); (B) raiz com a base de dois caules (acima, à esquerda) e rizoma (abaixo à direita) (× 0,75); (C) inflorescência (× 1,5); (D) flor (× 3); (E) flor em secção longitudinal (× 3); (F) flor após a queda da corola, mostrando o gineceu (× 7,5); (G) gineceu em secção longitudinal, observe o estilete ginobásico (× 7,5); (H) núcula e cálice acrescente (× 4,5); (I) superfície abaxial da núcula (× 9); (J) semente (× 9); (K) embrião (× 9). (Fonte: Al-Shehbaz 1991, *J. Arnold Arbor.* Suppl. Ser. 1: p. 91.)

Gêneros/espécies: 134/2.650. ***Principais gêneros:*** *Cordia* (320 spp.), *Heliotropium* (260), *Tournefortia* (150), *Onosma* (150), *Cryptantha* (150), *Phacelia* (150), *Myosotis* (100), *Cynoglossum* (75) e *Ehretia* (75). Numerosos gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá, incluindo *Amsinckia, Bourreria, Cordia, Cryptantha, Cynoglossum, Draperia, Ellisia, Eriodictyon, Hackelia, Heliotropium, Hydrophyllum, Lappula, Lithospermum, Mertensia, Myosotis, Nama, Nemophila, Onosmodium, Phacelia, Plagiobothrys* e *Romanzoffia*.

Importância econômica e produtos: *Heliotropium, Mertensia, Myosotis, Cordia* (Prancha 9.19C), *Cynoglossum, Pulmonaria* e *Phacelia* fornecem espécies ornamentais. Muitas espécies têm sido utilizadas na medicina, incluindo *Borago officinalis, Symphytum officinale* (confrei) e *Lithospermum* spp. Muitas espécies são venenosas. *Cordia* é importante fonte de madeira.

Discussão: a família é aqui delimitada de modo amplo (incluindo Lennoaceae e Hydrophyllaceae, exceto *Hydrolaea*; ver Figura 9.114) e é considerada monofilética com base na forma característica das inflorescências e em caracteres de seqüências de DNA (Chase et al. 1993; Downie e Palmer 1992; Ferguson 1999; Långström e Chase 2002; Olmstead et al. 1992b, 1993, 2000; Olmstead e Ferguson 2001). Frutos esquizocárpicos com quatro núculas, ovários 4-loculares e estilete ginobásico evoluíram independentemente dentro de Boraginaceae, Verbenaceae e Lamiaceae (Cantino 1982).

A maioria dos sistematas reconhece quatro grandes subfamílias (Al-Shehbaz 1991). A tropical Ehretioideae (p. ex., *Ehretia* e *Bourreria*) apresenta plesiomorfias como hábito lenhoso, estilete terminal e bifurcado, ovário não-lobado, frutos drupáceos, cotilédones achatados e presença de endosperma. Cordioideae contém *Cordia* e outros dois pequenos gêneros e deve constituir um clado com base no estilete com 4 ramificações, cotilédones plicados e ausência de endosperma. Esse grupo é principalmente tropical e reteve o hábito lenhoso, estiletes terminais, ovários não-lobados e frutos drupáceos. As duas subfamílias restantes apresentam frutos esquizocárpicos (com núculas), uma condição derivada que provavelmente evoluiu de modo independente. A monofilia de Heliotropioideae (incluindo *Heliotropium, Tournefortia* e *Argusia*) é sustentada pela presença de estilete geralmente curto, não-dividido, com um único estigma. Boraginoideae pode ser caracterizada pelo estilete ginobásico e pelo ovário profundamente lobado; essa grande subfamília (106 gêneros, incluindo *Hackelia, Plagiobothrys, Lithospermum, Onosmodium, Cynoglossum, Symphytum, Borago, Mertensia* e *Myosotis*) está bem representada em regiões temperadas e subtropicais e contém numerosas espécies herbáceas (Prancha 9.19F). Os integrantes de todas as quatro subfamílias apresentam ovários com apenas quatro óvulos. Ehretioideae e Cordioideae freqüentemente têm sido segregadas como "Ehretiaceae".

A maioria dos gêneros tradicionalmente incluídos em "Hydrophyllaceae" estão proximamente relacionados com os grupos antes mencionados, e aqui são incluídos em Boraginaceae. Essas plantas geralmente apresentam numerosos óvulos e frutos capsulares (vs. gineceus com apenas 4 óvulos que se desenvolvem em drupas ou núculas, nas tradicionais Boraginaceae). Ambos os caracteres (muitos óvulos e frutos capsulares) devem ser ancestrais dentro do clado Boraginaceae/Hydrophyllaceae. *Codon* deve estar relacionado mais proximamente com Boraginoideae, enquanto *Phacelia, Nama* e *taxa* afins provavelmente fazem parte de um grupo basal e, talvez, parafilético em um clado que contém "Ehretioideae", Cordioideae e Helitropioideae. Finalmente, seqüências de nucleotídeos de gene de cloroplasto *ndhF* sugerem que *Pholisma* e *taxa* afins (Lennoaceae), um grupo incomum de parasitas de raízes, também deve pertencer a Boraginaceae, dentro do complexo ehretióide (Olmstead e Ferguson 2001).

Boraginaceae geralmente é polinizada por abelhas, vespas, borboletas e moscas à procura de néctar ou pólen, mas moscas, coleópteros, morcegos e aves também têm sido documentados como polinizadores. Pode ocorrer tanto a autopolinização quanto a polinização cruzada. A presença de distilia tem sido documentada em espécies de muitos gêneros. As flores de *Mertensia, Myosotis* e *Cryptantha* rapidamente mudam de cor após a polinização, o que deve constituir um sinal para os polinizadores. A família apresenta diversas estratégias de dispersão. Espécies com frutos drupáceos geralmente são dispersas por aves ou mamíferos. As drupas de algumas espécies de *Cordia* flutuam e são dispersas pela água. As núculas esponjosas de *Argusia* e *Mertensia maritima* também são dispersas pela água. Em alguns gêneros com frutos tipo noz, o cálice é persistente e alado e a dispersão é pelo vento. As núculas de *Hackelia, Lappula* e *Cynoglossum* apresentam apêndices que as aderem em pelagens e roupas (Prancha 9.19G), e *Myosotis* apresenta um cálice com apêndices em forma de gancho. Muitos gêneros apresentam uma estrutura arilóide na base das núculas. Tal estrutura é dura e contém açúcares, gorduras e aminoácidos livres, promovendo a dispersão por formigas. Em *Heliotropium* e *Lithospermum*, as núculas são ingeridas por aves. Por fim, núculas podem ser consumidas e dispersas por animais ruminantes. As pequenas sementes das espécies com frutos capsulares são dispersas pelo vento ou pela água. Novamente, algumas sementes apresentam estruturas duras e arilóides que devem promover, pelo menos em parte, a dispersão por formigas.

Referências adicionais: Prior 1960; Wilson 1960c.

Gentianales

Gentianales é claramente monofilética, com base na presença de pontoações areoladas, estípulas (às vezes reduzidas a linhas estipulares) e pêlos glandulares espessos (coléteres) na superfície adaxial das estípulas ou na base do pecíolo (Bremer e Struwe 1992; Nicholas e Baijnath 1994; Struwe et al. 1994; Wagenitz 1959, 1992). Os coléteres secretam mucilagem, auxiliando na proteção do ápice do ramo. Outras possíveis sinapomorfias seriam a presença de folhas opostas, um tipo particular e complexo de alcalóides indólicos, corolas convolutas em botão (Bremer e Struwe 1992; Wagenitz 1992), seqüências de *rbcL, matK, atpB, ndhF* e 18S (Bremer et al. 1994, 2002; Chase et al. 1993; Olmstead et al. 1993; Endress et al. 1996; Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; Backlund et al. 2000; Olmstead et al. 2000a; Savolainen et al. 2000a,b; Soltis et al. 2000; Albach et al. 2001a) e sítios de restrição de cpDNA (Downie e Palmer 1992). A ordem consiste em 5 famílias e cerca de

Chave para as Principais Famílias de Gentianales

1. Ovário ínfero; floema interno ausente; estípulas ± interpeciolares; placentação axial . . . . . **Rubiaceae**
1. Ovário ou ovários súperos; floema interno geralmente presente; estípulas diversas (isto é, adjacentes à base do pecíolo, ± interpeciolares, freqüentemente reduzidas ou ausentes, neste caso plantas com linha nodal); placentação axial, parietal ou marginal. 2
2. Seiva leitosa (com látex); estilete apicalmente engrossado, formando uma cabeça estilar; ovários geralmente livres unidos somente pelo estilete ou cabeça estilar . . . . . **Apocynaceae**
2. Seiva não-leitosa (sem látex); estilete não engrossado apicalmente e cabeça estilar ausente; ovários geralmente conatos 3
3. Estípulas geralmente presentes e interpeciolares, às vezes reduzidas a linhas estipulares nos nós; placentação geralmente axial . . . . . Loganiaceae
3. Estípulas geralmente ausentes; placentação parietal. . . . . **Gentianaceae**

14.200 espécies; as famílias são **Gentianaceae**, **Rubiaceae**, **Apocynaceae** (incluindo Asclepiadaceae), Loganiaceae e Gelsemiaceae. Está claro que Gentianales faz parte do clado das asterídeas, tal como indicado pela presença de óvulos com um único tegumento e megasporângio de parede fina. Dentro desse clado, Gentianales se insere nas asterídeas-núcleo, posição sustentada pela presença de corola gamopétala e estames em número igual ao de lobos da corola. A posição da ordem dentro do clado das asterídeas também é sustentada por análises de seqüências de DNA, que sugerem que Gentianales é próxima de Solanales. A maioria dos integrantes de ambas as ordens apresenta floema interno e flores de simetria radial com estames em número igual ao número de lobos da corola. Gentianales é facilmente identificada pela freqüente presença de folhas opostas, de estípulas ou linhas estipulares e de coléteres.

"Loganiaceae", na sua delimitação tradicional, constitui um agrupamento não-monofilético e de definição problemática. Assim, *Fragraea* (Prancha 9.20A) e *Potalia* deveriam ser transferidos para Gentianaceae, e *Buddleja* e *taxa* afins constituem Scrophulariaceae (de Lamiales). *Gelsemium* e *Mostuea* são dois gêneros taxonomicamente isolados e melhor tratados como Gelsemiaceae (Figura 9.118), mas dentro de Gentianales (Bremer e Struwe 1992; Endress et al. 1996; Struwe et al. 1994; Backlund et al. 2000; Soltis et al. 2000). No entanto, a maioria dos gêneros de Loganiaceae provavelmente constitui

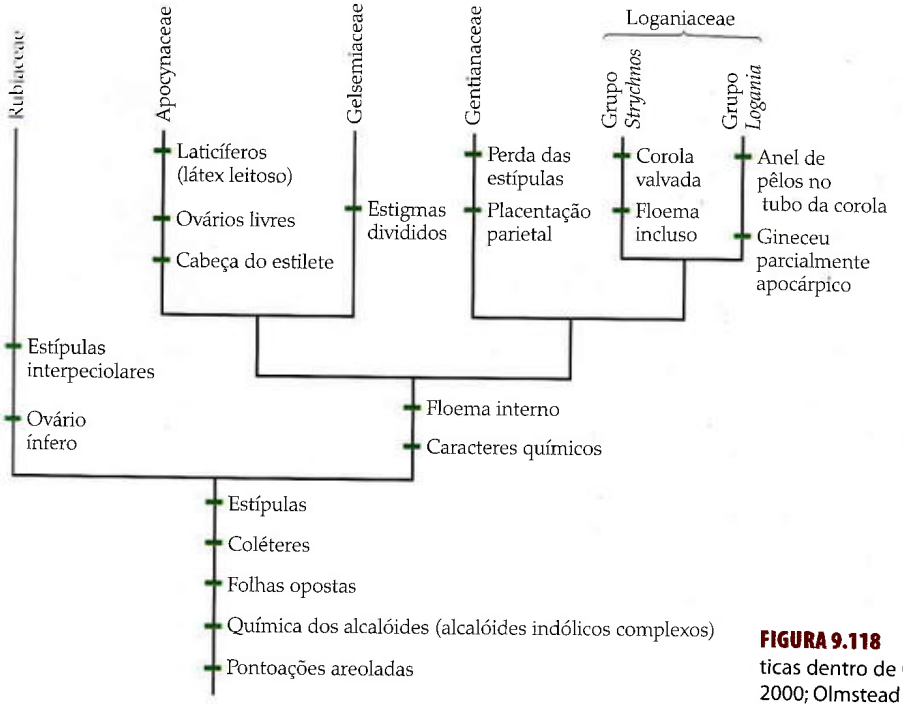


FIGURA 9.118 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Gentianales. (Modificada de Backlund et al. 2000; Olmstead et al. 2000a e Soltis et al. 2000.)

(A)

Gentianales: Gentianaceae
Fagraea ceilanica: folhas e flores

(B)

Gentianales: Apocynaceae
Vinca minor: flor, secção longitudinal

(C)

Gentianales: Apocynaceae
Asclepias syriaca: flores; látex

(D)

Gentianales: Rubiaceae
Coffea arabica: frutos

(E)

Gentianales: Apocynaceae
Nerium oleander: folículo com sementes pilosas

(F)

Gentianales: Rubiaceae
Cubanola dominguensis: flores

(G)

Gentianales: Gentianaceae
Eustoma exaltatum: flores

(H)

Gentianales: Apocynaceae
Asclepias syriaca: frutos

PRANCHA 9.20 Eudicotiledôneas: Gentianales

um grupo monofilético contendo dois subclados principais: o grupo *Strychnos* (*Strychnos* e *Spigelia*) e o grupo *Logania* (*Geniostoma, Labordia, Logania, Mitreola* e *Mitrasacme*). O primeiro subclado é caracterizado pela corola valvada e pelo floema incluso e o segundo subclado apresenta um anel de pêlos na fauce do tubo da corola e um gineceu parcialmente apocárpico (Struwe et al. 1994). Loganiaceae tem sido freqüentemente considerada basal dentro de Gentianales, mas análises recentes (Backlund et al. 2000; Olmstead et al. 2000) sustentam o reconhecimento de dois clados principais dentro da ordem, o primeiro compreendendo Rubiaceae e o segundo as demais famílias (Figura 9.118). Além dos caracteres mostrados na Figura 9.118, os dois clados diferem nas rotas biossintéticas de iridóides e alcalóides indólicos (Jensen 1992).

Referências adicionais: Wood 1983; Wood and Weaver 1982.

Rubiaceae A. L. de Jussieu
(Família do café)

Árvores, arbustos, lianas ou ervas; floema interno ausente; geralmente com iridóides e diversos alcalóides; rafídeos freqüentes. Pêlos diversos. *Folhas opostas ou verticiladas, geralmente inteiras,* com venação peninérvea; *estípulas presentes,* **interpeciolares** *e geralmente conatas,* ocasionalmente foliáceas, *com coléteres na superfície adaxial.* Inflorescências determinadas, ocasionalmente reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. *Flores geralmente bissexuais e radiais, freqüentemente heterostílicas, com freqüência agregadas.* Sépalas geralmente 4 ou 5, conatas, às vezes com coléteres na superfície adaxial. *Pétalas geralmente 4 ou 5, conatas,* delimitando uma corola em forma de disco a funiforme (Prancha 9.20F), superfície adaxial com freqüência pubescente, os lobos valvados, imbricados ou contortos. *Estames geralmente 4 ou 5; filetes geralmente adnatos à corola* e posicionados dentro do tubo da corola ou na fauce, às vezes basalmente conatos; anteras 2-loculares, deiscentes por fendas longitudinais; grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos 2 (-5), conatos;* **ovário ínfero**, geralmente com placentação axial; estigma(s), 1 ou 2, linear(es), capitado(s) ou lobado(s). Óvulos 1 a numerosos por lóculo, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco nectarífero presente acima do ovário. Fruto cápsula loculicida ou septicida, baga ou drupa, esquizocarpo ou baga indeiscente; sementes às vezes aladas; embrião reto a curvo; endosperma presente ou ausente (Figura 9.119).

Fórmula floral:

*, K(4–5), C(4–5), A4–5, $\underline{G(2–5)}$; cápsula, baga, drupa, esquizocarpo, cápsula indeiscente

Distribuição: família cosmopolita, porém mais diversa em regiões tropicais e subtropicais.

Gêneros/espécies: 550/9.000. ***Principais gêneros:*** *Psychotria* (1.500 spp.), *Galium* (400), *Ixora* (400), *Pavetta* (400), *Hedyotis* (400), *Tarenna* (370), *Randia* (250), *Gardenia* (250), *Palicourea* (250), *Mussaenda* (200), *Borreria* (150) e *Rondeletia* (125). Alguns dos numerosos gêneros que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Catesbaea, Cephalanthus, Chiococca, Diodia, Ernodea, Erithalis, Exostema, Galium, Genipa, Guettarda, Hamelia, Hedyotis* (e segregados como *Houstonia, Oldenlandia, Pentodon, Stenaria), Mitchella, Morinda, Pentodon, Pinckneya, Psychotria, Randia, Richardia* e *Spermacoce.*

Importância econômica e produtos: o café, uma bebida estimulante rica em cafeína, é feita a partir de sementes misturadas de *Coffea arabica* (Prancha 9.20D) e *C. robusta*. O quinino, um fármaco utilizado no tratamento da malária, provém da casca de espécies de *Cinchona*. A ipecac, uma substância utilizada para induzir o vômito, provém de *Psychotria* (ipecacuânha). *Gardenia, Hamelia, Pentas, Randia, Rondeletia, Serissa, Hedyotis* e *Ixora* são cultivados como plantas ornamentais. *Rubia tinctoria* foi por muito tempo a fonte de um corante vermelho.

Discussão: Rubiaceae constitui um grupo monofilético de fácil reconhecimento. As relações filogenéticas dentro da família têm sido investigadas por meio de análises cladísticas de caracteres morfológicos e/ou moleculares (Andersson e Rova 1999; Andreasen e Bremer 2000; Bremer e Struwe 1992; Bremer e Jansen 1991; Bremer et al. 1995, 1999; Robbrecht e Manen 2006; Rova et al. 2002).

Cinchonoideae – incluindo *Gardenia, Casasia, Ixora, Coffea, Erithalis, Chiococca, Exostema, Hamelia, Randia, Cinchona, Cephalanthus, Pinckneya, Mussaenda, Portlandia, Catesbaea* e *Rondeletia* – tem sido tradicionalmente definida com base no ovário com numerosos óvulos por lóculo ou pela presença de endosperma, ausência de rafídeos e sementes com testa foveada-costada (todos esses caracteres são aparentemente simplesiomorfias). A monofilia desse grupo não tem recebido suporte em análises cladísticas baseadas em caracteres morfológicos ou de sítios de restrição de cpDNA, mas recebe sustentação em análises que utilizaram seqüências de *rbcL, ndhF* ou do íntron *rps16*. No entanto, um grupo de gêneros dentro de Cinchonoideae, freqüentemente segregado como Ixoroideae (p. ex., *Ixora, Coffea, Gardenia, Mussaenda, Randia*), é claramente monofilético. Esse clado é caracterizado pelas flores com corola contorta (com uma torção à direita) e um mecanismo de polinização especializado. As anteras liberam o pólen antes da abertura da flor e o pólen é apresentado aos polinizadores na superfície pilosa do estilete; somente mais tarde o estigma se torna receptivo. Esse mecanismo de polinização é similar ao sistema encontrado em Asterales.

Rubioideae compreende a maioria das espécies e é diagnosticada pela presença de rafídeos e lobos da corola valvados. Alguns integrantes desse clado apresentam numerosos óvulos, enquanto outros apresentam uma redução para um único óvulo por lóculo. Essa subfamília provavelmente é monofilética; potenciais sinapomorfias seriam a presença de rafídeos, sementes com testa lisa, o hábito geralmente herbáceo (presumivelmente com reversões, como acontece com *Psychotria* e *Palicourea*), e numerosos caracteres de cpDNA. Gêneros representativos são *Pentas, Palicourea, Psychotria, Galium, Nertera, Hedyotis, Richardia, Diodia, Spermacoce, Pentodon, Morinda* e *Mitchella*. Frutos carnosos e ovários com um número reduzido de óvulos evoluíram muitas vezes dentro de Rubiaceae.

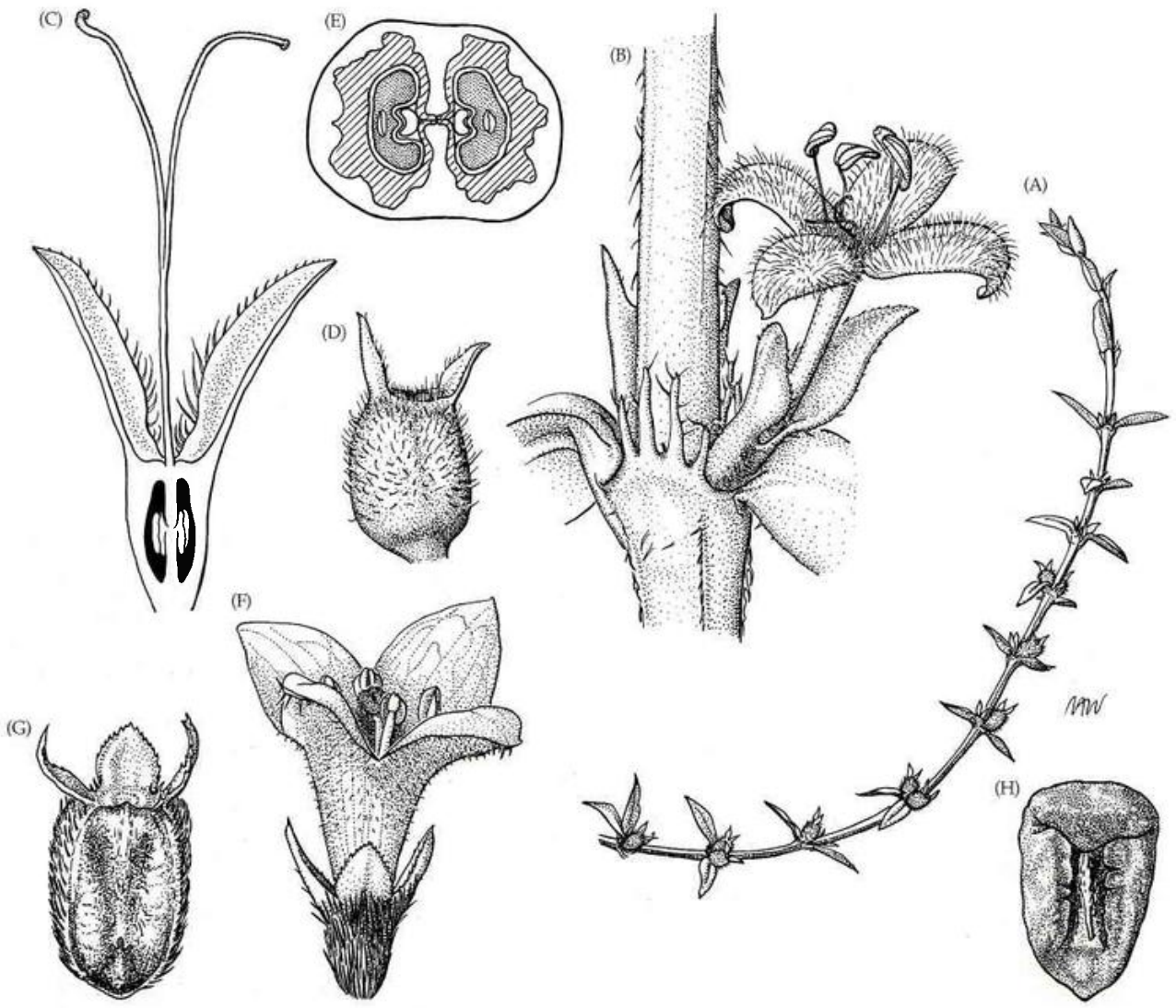


FIGURA 9.119 Rubiaceae. (A-E) *Diodia tetragona*: (A) planta florida (× 0,4); (B) nó com flor séssil e axilar, observe as estípulas interpeciolares (× 5); (C) gineceu e cálice em secção longitudinal, observe o ovário ínfero (× 10); (D) fruto quase maduro (× 5); (E) drupa seca com 2 endocarpos, em secção transversal, endocarpo hachurado, endosperma pontilhado e embrião em branco (× 10); (F-H) *D. teres*: (F) flor (× 5); (G) porção do esquizocarpo (× 5); (H) semente, face adaxial (× 8). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 106.)

Em *Galium* as estípulas são expandidas e foliáceas e as folhas parecem formar verticilos. O número de folhas aparentes por verticilo dependerá do grau de fusão ou divisão das estípulas.

As flores de Rubiaceae são variadas em forma e coloração e podem ser polinizadas por borboletas, mariposas, abelhas, moscas, aves ou morcegos; a polinização pelo vento ocorre em poucas espécies. O néctar é a recompensa floral. A polinização cruzada é promovida pela presença de protandria, de um mecanismo especializado de polinização (ver acima) ou de heterostilia. Rubiaceae contém mais espécies heterostílicas do que qualquer outra família de angiospermas e provavelmente mais do que a soma das espécies heterostílicas de todas as outras famílias combinadas. Espécies com frutos carnosos são tipicamente dispersas por aves. As sementes de frutos capsulares podem ser pequenas ou aladas e freqüentemente são dispersas pelo vento. Os frutos de algumas espécies de *Galium* apresentam pêlos em forma de gancho e são externamente transportados por animais.

Referências adicionais: Anderson 1973; Barrett and Richards 1990; Bremer 1996; Lersten 1975; Manen et al. 1994; Nilsson et al. 1990; Rogers 1987; Vuilleumier 1967.

Gentianaceae A. L. de Jussieu
(Família da genciana)

Ervas, às vezes micoparasíticas (com folhas reduzidas e desprovidas de clorofila), a arbustos ou arvoretas; caules freqüentemente alados; geralmente com floema interno; em geral com iridóides. Pêlos freqüentemente simples. *Folhas geralmente opostas, simples, geralmente inteiras, com freqüência* **± sésseis**, com venação peninérvea; **estípulas geralmente ausentes,** *mas coléteres geralmente presentes na base da superfície adaxial*

do pecíolo. Inflorescências determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária, axilares ou terminais. *Flores geralmente bissexuais e radiais.* Sépalas geralmente 4 ou 5 e conatas, freqüentemente com coléteres na superfície adaxial. *Pétalas geralmente 4 ou 5, conatas,* formando uma corola em forma de disco, funiforme ou campanulada, os lobos às vezes ciliados, com freqüência providos de glândulas nectaríferas e/ou escamas na superfície adaxial do tubo, geralmente convolutas, às vezes plicadas nos sinos. *Estames geralmente 4 ou 5; filetes adnatos à corola;* anteras ocasionalmente poricidas; grãos de pólen geralmente tricolporados ou triporados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero,* **com placentação parietal, as placentas às vezes profundamente intrusivas e 2-lobadas;** estigma ± capitado a fortemente 2-lobado, os lobos às vezes retorcidos em espiral. Óvulos geralmente numerosos por placenta, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco ou glândulas nectaríferas presente. *Fruto geralmente cápsula septicida.*

Fórmula floral: *, K(4–5), C(4–5), A4–5, G(2); cápsula

Distribuição: amplamente distribuída, porém mais diversa em regiões temperadas e subtropicais e ambientes tropicais montanos.

Gêneros/espécies: 91/1.600. ***Principais gêneros:*** *Gentiana* (360 spp.), *Gentianella* (250), *Exacum* (70), *Halenia* (70), *Sebaea* (60) e *Swertia* (35). Todos esses gêneros (exceto *Sebaea* e *Exacum*) ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá, junto com *Bartonia, Centaurium, Eustoma, Frasera, Sabatia* e *Voyria.*

Importância econômica e produtos: *Gentiana* (genciana), *Centaurium, Eustoma* (Prancha 9.20G), *Exacum* e *Sabatia* são cultivados como plantas ornamentais.

Discussão: as relações infrafamiliares têm sido investigadas por Mészáros e colaboradores (1996) e Thiv e colaboradores (1999). Está claro que *Villarsia, Nymphoides, Lomatogonium* e *Menyanthes* estão somente relacionados com Gentianaceae de modo distante (Bremer e Chase 1994; Chase et al. 1993; Downie e Palmer 1992; Michaels et al. 1993; Olmstead et al. 1993; Wood 1983; Wood e Weaver 1982). Esses gêneros aquáticos são aqui incluídos em Menyanthaceae, uma família de regiões alagadas ou úmidas com folhas alternas e espiraladas ou dísticas e uma corola valvado-induplicada (ver Asterales). As duas famílias diferem também em caracteres químicos e anatômicos.

As coloridas flores de Gentianaceae são polinizadas principalmente por abelhas e borboletas. O néctar é a recompensa floral. A maioria das espécies é alógama, devido à presença de protoginia. As pequenas sementes provavelmente são dispersas pela água ou pelo vento.

Apocynaceae A. L. de Jussieu
(Família da peroba e da mangaba)

Árvores, arbustos, lianas e ervas, às vezes suculentas e com aspecto de cactos; floema interno presente; **presença de laticíferos e látex geralmente leitoso;** com glicosídeos cardíacos e diversos alcalóides; muitas vezes com iridóides. Pêlos diversos, freqüentemente simples. *Folhas geralmente opostas,* às vezes alternas e espiraladas, dísticas ou verticiladas, *inteiras,* com venação peninérvea; *estípulas reduzidas ou ausentes, coléteres geralmente presentes na base do pecíolo.* Inflorescências determinadas, mas às vezes parecendo indeterminadas, ocasionalmente reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares, com freqüência parecendo de outro modo. *Flores geralmente radiais.* Sépalas geralmente 5, ± conatas, às vezes reflexas, freqüentemente providas de coléteres na base da superfície adaxial. *Pétalas geralmente 5, conatas,* formando uma corola em forma de disco, campanulada, funiforme ou tubulosa, às vezes reflexas, freqüentemente providas de apêndices (corona) ou escamas na face interna do tubo floral, lobos da corola valvados ou contortos. *Estames geralmente 5;* filetes curtos, às vezes conatos, sempre adnatos à corola; anteras com freqüência altamente modificadas e 2-loculares, *livres ou aderidas entre si e formando um anel ao redor da cabeça do estilete, livres ou adnatas com a cabeça estilar através de tricomas e secreções pegajosas (viscina), ou fortemente adnatas com a cabeça estilar através de tecido parenquimatoso sólido,* conectivo freqüentemente provido de apêndices apicais; *excrescências estaminais (corona) freqüentemente presentes e petalóides, em formato de capuz ou de chifre* (Prancha 9.20C); *grãos de pólen* geralmente tricolporados ou diporados ou triporados, liberados como mônades, aderidos entre si com ou sem fios de viscina, como tétrades ou fortemente coesos e *formando massas rígidas (políneas),* neste caso providas de translatores (estruturas que conectam políneas de sacos polínicos de anteras adjacentes) e com freqüência providas de uma glândula pegajosa (corpúsculo)*. *Carpelos geralmente 2,* **conatos somente pelos estiletes e/ou estigmas e ovários em geral livres,** completamente conatos em *Allamanda, Carissa* e *Thevetia; ovários súperos,* com placentação geralmente lateral ou axial; **porção apical do estilete expandida e muito modificada, formando uma cabeça** (Prancha 9.20B), **secretando viscina,** *em geral abruptamente expandida e diferenciada em 3 regiões* (isto é, regiões especializadas para a deposição do pólen, secreção de viscina e recepção do pólen), freqüentemente pentagonal; tecido estigmático freqüentemente restrito a 5 pequenas regiões laterais da cabeça do estilete. Óvulos 2 a numerosos por ovário, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina (ou secundariamente espessadas). Glândulas ou disco nectarífero freqüentemente presentes, ou néctar secretado por câmaras estigmáticas (e retido na cavidade do tubo estaminal ou dentro dos apêndices da corona). *Frutos com freqüência aos pares, cada ovário em geral desenvolvendo-se em um folículo carnoso a seco, baga ou drupa,* a superfície do fruto lisa ou coberta com excrescências em formato de acúleo; *sementes achatadas, com freqüência providas de um tufo de pêlos;* embrião reto a curvo (Figuras 9.120 e 9.121).

Fórmula floral:

*, K(5), C(5), A5, G(2); 1 ou 2 folículos, baga, drupa

* N. de T. Apenas as Periplocoideae apresentam uma glândula pegajosa. Nas Asclepiadoideae essa estrutura não é pegajosa e funciona como um clipes, prendendo-se às peças bucais e/ou extremidades do polinizador (ver Endress 1994c em Bibliografia citada e leituras recomendadas).

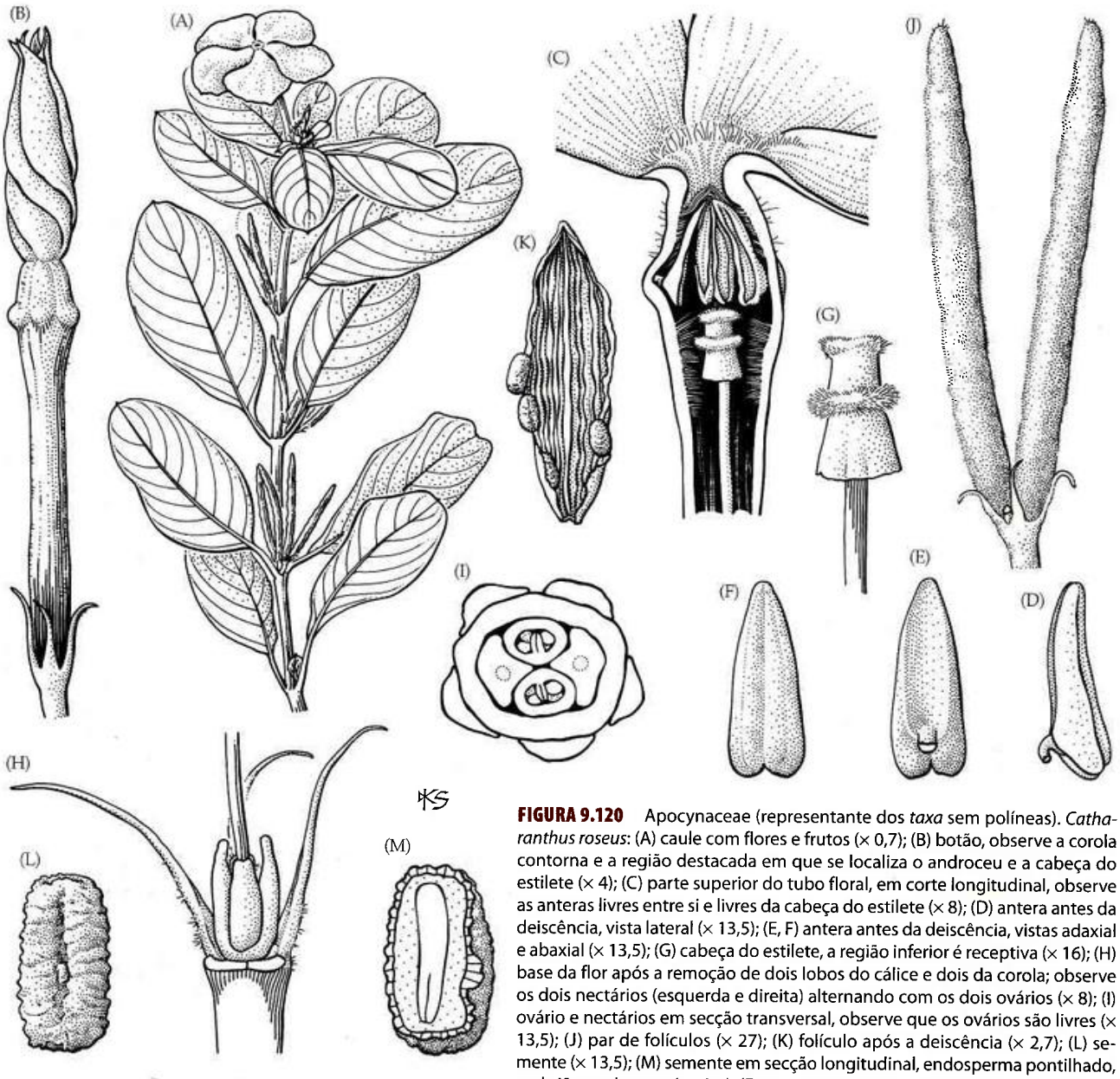


FIGURA 9.120 Apocynaceae (representante dos *taxa* sem políneas). *Catharanthus roseus*: (A) caule com flores e frutos (× 0,7); (B) botão, observe a corola contorna e a região destacada em que se localiza o androceu e a cabeça do estilete (× 4); (C) parte superior do tubo floral, em corte longitudinal, observe as anteras livres entre si e livres da cabeça do estilete (× 8); (D) antera antes da deiscência, vista lateral (× 13,5); (E, F) antera antes da deiscência, vistas adaxial e abaxial (× 13,5); (G) cabeça do estilete, a região inferior é receptiva (× 16); (H) base da flor após a remoção de dois lobos do cálice e dois da corola; observe os dois nectários (esquerda e direita) alternando com os dois ovários (× 8); (I) ovário e nectários em secção transversal, observe que os ovários são livres (× 13,5); (J) par de folículos (× 27); (K) folículo após a deiscência (× 2,7); (L) semente (× 13,5); (M) semente em secção longitudinal, endosperma pontilhado, embrião em branco (× 13,5). (Fonte: Rosatti 1989, *J. Arnold Arbor.* 70: p. 366.)

Distribuição: família amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais e com poucos gêneros estendendo-se até regiões temperadas.

Gêneros/espécies: 355/3.700. ***Principais gêneros:*** *Asclepias* (230 spp.), *Tabernaemontana* (230), *Cynanchum* (200), *Ceropegia* (150), *Hoya* (150), *Matelea* (130), *Rauvolfia* (110), *Gonolobus* (100), *Secamone* (100) e *Mandevilla* (100). Gêneros importantes que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Amsonia, Angadenia, Apocynum, Asclepias, Catharanthus, Cynanchum, Echites, Gonolobus, Macrosiphonia, Matelea, Morrenia, Pentalinon, Rhabdadenia, Sarcostemma* e *Vallesia.*

Importância econômica e produtos: quase todas as espécies da família são venenosas e muitas são utilizadas com propósitos medicinais. *Catharanthus* (vinca-do-madagascar) fornece drogas contra a leucemia, *Rauvolfia* fornece compostos contra a hipertensão e compostos de *Strophantus* são utilizados no tratamento de doenças cardíacas. Gêneros ornamentais importantes são *Allamanda, Amsonia, Asclepias* (oficial-de-sala e espécies afins; Prancha 9.20H), *Carissa, Catharanthus, Hoya* (flor-de-cera), *Nerium* (espirradeira), *Plumeria* (pluméria), *Stapelia, Trachelospermum* e *Vinca*. Algumas espécies (especialmente de *Aspidosperma*) fornecem madeira de qualidade.

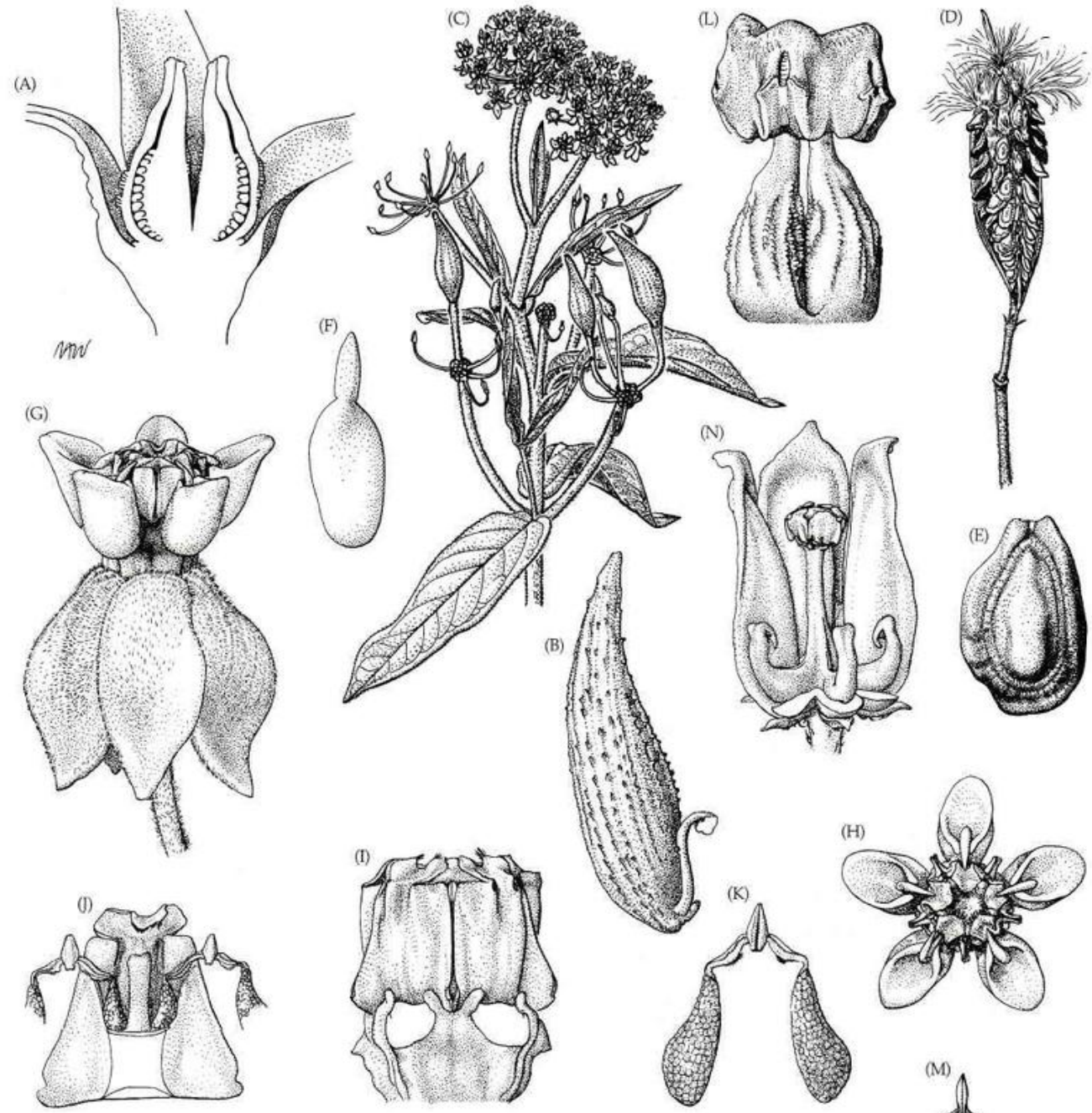


FIGURA 9.121 Apocynaceae (representantes do clado com políneas). (A, B) *Asclepias syriaca*: (A) fruto muito jovem, em corte longitudinal, após a queda da corola, androceu e cabeça do estilete (× 11); (B) folículo quase maduro (× 0,7); (C-F) *A. incarnata*: (C) parte apical do caule com flores e frutos jovens (× 0,5); (D) folículo deiscente liberando sementes providas de tufos apicais de pêlos (0,7); (E) semente com tufo apical de pêlos removido, observe a testa alada (× 4); (F) embrião (× 5,5). (G-L) *A. syriaca:* (G) flor com os lobos da corola reflexos, observe os conspícuos apêndices estaminais em forma de chifre e capuz (corona) (× 5); (H) flor vista de cima, observe os apêndices estaminais em forma de chifre e capuz opostos às anteras (estas últimas acima da cabeça do estilete) e alternas com glândulas pegajosas (corpúsculos) (× 5); (I) androceu (envolvendo o gineceu) acima do ponto e adnação com a corola, apêndices da corona removidos (× 12); (J) antera em vista adaxial, com duas políneas, cada uma conectada por um translator, um corpúsculo e outro translator com outra polínea da antera adjacente (× 12); (K) par de políneas (× 16); (L) gineceu, os dois carpelos unidos apenas pela cabeça do estilete (× 12). (M) *A. connivens*: par de políneas (× 12). (N) *A. pedicellata*: vista lateral da flor com dois lobos da corola removidos (× 5). (Fonte: Rosatti 1989, *J. Arnold Arbor.* 70: pp. 492, 494.)

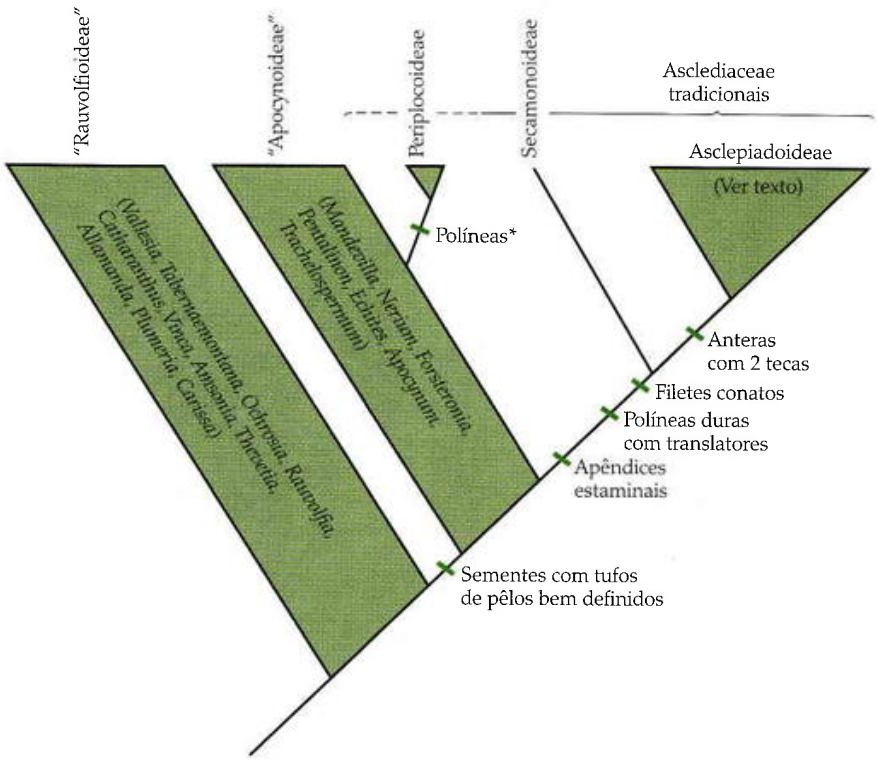


FIGURA 9.122 Filogenia de Apocynaceae. (Modificada de Judd et al. 1994 e Endress e Bruyns 2000.)

Discussão: Apocynaceae, amplamente circunscrita (incluindo Asclepiadaceae), é claramente monofilética, como indicado pela presença de látex leitoso e de um gineceu muito modificado com ovários separados e com uma cabeça do estilete diferenciada, bem como por seqüências de *matK* e *rbcL* (Chase et al. 1993; Civeyrel et al. 1998; Endress et al. 1996; Judd et al. 1994; Endress e Bruyns 2000; Endress e Stevens 2001; Potgieter e Albert 2001) (Figuras 9.120 e 9.121). Os ovários sincárpicos de *Carissa, Thevetia* e *Allamanda* representam reversões. Apocynaceae apresenta uma série de caracteres do androceu e gineceu associados com um aumento na eficiência do mecanismo de polinização (Fallen 1986; Judd et al. 1994; Schick 1980, 1982). Dentre essas inovações, podemos citar a presença de uma cabeça do estilete pentagonal e com regiões funcionalmente diferenciadas, apêndices apicais das anteras, a diferenciação das anteras em uma região fértil e uma região endurecida e estéril e a presença de pêlos adesivos na cabeça do estilete e/ou nas anteras.

Um grupo de gêneros, isto é, o clado formado por Asclepiadoideae + Secamonoideae, se caracteriza pela presença de pólen aglutinado na forma de políneas e pela presença de apêndices estaminais associados com secreção e acúmulo de néctar. Nesses gêneros – *Asclepias, Calotropis, Cynanchum, Hoya, Matelea, Stapelia, Ceropegia, Gonolobus, Sarcostemma, Secamone* e *taxa* afins – as políneas se desenvolvem em uma estrutura rígida formada a partir da aglutinação das tétrades de pólen de uma teca (isto é, de um saco polínico) e estão aderidas a um translator com uma glândula; os filetes também estão conatos. Todos (exceto *Secamone*, Secamonoideae) apresentam a sinapomorfia adicional de anteras com apenas 2 tecas. Esses gêneros constituem um grande grupo denominado Asclepiadoideae (Fishbein 2001; Figura 9.122). Políneas evoluíram independentemente em *Cryptostegia* e *taxa* afins (Periplocoideae), onde consistem em tétrades de pólen aglutinadas sobre um translator em forma de colher. O reconhecimento de Asclepiadaceae (que contém as espécies com políneas) tornaria Apocynaceae s.s. parafilética (Civeyrel et al. 1998; Endress et al. 1996; Judd et al. 1994; Sennblad e Bremer 1996).

Apocynaceae apresenta grande diversidade de mecanismos de polinização, e os polinizadores são insetos à procura de néctar (borboletas, mariposas, abelhas, moscas). A cabeça do estilete apresenta uma importante função durante a polinização. Em alguns *taxa* moderadamente especializados, essa estrutura aparece diferenciada em três regiões (ver acima) funcionalmente diferentes. A região estigmática receptiva está restrita à base da cabeça do estilete, logo abaixo de uma extensão em forma de colar (a região coletora de pólen; ver Figura 9.121). Um fluido pegajoso é produzido na região mediana, enquanto o pólen é apresentado na região apical da cabeça do estilete. O pólen é ali depositado pelas anteras, que apresentam deiscência introrsa e rodeiam a cabeça do estilete. Quando um polinizador procura por néctar, o pólen de outra flor previamente visitada é retido e depositado na superfície estigmática. As peças bucais do polinizador se tornam pegajosas em contato com a secreção produzida pela região mediana da cabeça do estilete e, assim, aderem o pólen apresentado na região apical. Nos gêneros mais especializados (p. ex., *Asclepias*), androceu e gineceu estão adnatos e o pólen está aglutinado com políneas. O néctar se acumula nos elaborados apêndices estaminais (em forma de capuz ou chifre). No processo da procura do néctar, as pernas dos insetos eventualmente contatam a glândula (corpúsculo). Quando o

* N. de T. Na verdade, o que os autores citam como políneas para Periplocoideal, são estruturas muito diferentes das políneas do clado Secamonoideae + Asclepiadoideae. Ver Endress 1994c.

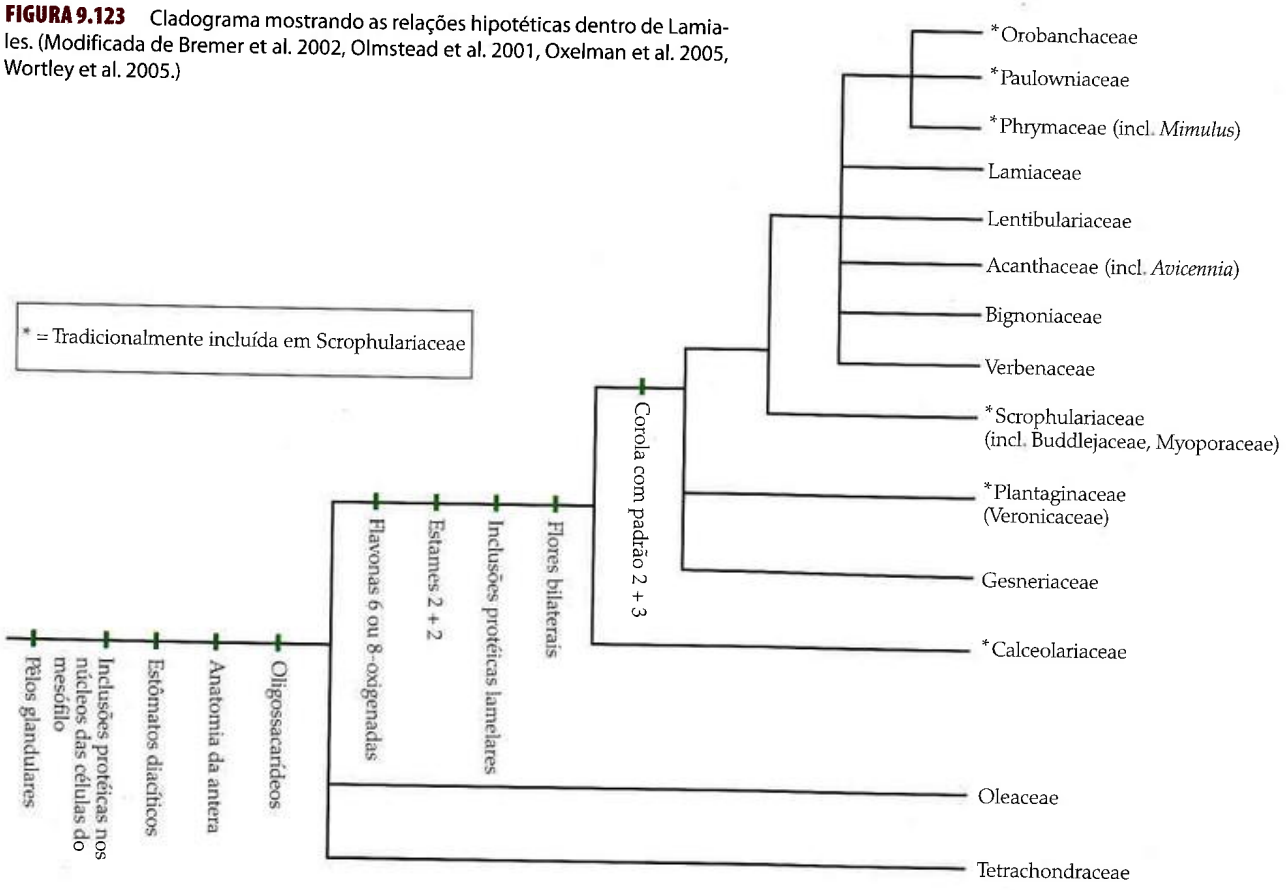


FIGURA 9.123 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Lamiales. (Modificada de Bremer et al. 2002, Olmstead et al. 2001, Oxelman et al. 2005, Wortley et al. 2005.)

inseto pressiona a glândula, ela se adere, levando consigo as duas políneas. As políneas são removidas das pernas dos insetos quando entram em uma das cinco fendas estigmáticas da cabeça estilar de uma outra flor.

A maioria das Apocynaceae apresenta folículos com sementes achatadas providas de tufos de pêlos (Figura 9.121D) que são dispersas pelo vento. Em *Cameraria*, os frutos são secos, distalmente alados e dispersos pelo vento. Os coloridos frutos carnosos (azul ou vermelho) de alguns gêneros tropicais, tais como *Kopsia, Rauvolfia, Carissa* e *Ochrosia*, são freqüentemente dispersos por aves ou mamíferos. As sementes de *Tabernaemontana* estão associadas com um arilo colorido e carnoso e são dispersas por aves. A dispersão por macacos tem sido documentada para as sementes ariladas de *Stemmadenia*.

Referências adicionais: Endress et al. 1983; Kunze 1990, 1992; Rosatti 1989; Safwat 1962; Swarapanandan et al. 1996;Thomas and Dave 1991; Woodson 1954.

Lamiales

Lamiales (incluindo Bignoniales ou Scrophulariales) é claramente monofilética, sendo caracterizada pela presença de pêlos glandulares, oligossacarídeos (substituindo o amido na estocagem de carboidratos), tecido parenquimático estendendo-se desde o conectivo das anteras até os lóculos, presença freqüente de estômatos diacíticos (isto é, estômatos rodeados por um ou mais pares de células subsidiárias cujas paredes são perpendiculares às paredes das células-guarda), endosperma com um conspícuo haustório micropilar e inclusões protéicas nos núcleos das células do mesófilo (Dahlgren 1983; Judd et al. 1994; Wagenitz 1992; Yamazaki 1974), sítios de restrição de cpDNA e seqüências de *rbcL, atpB, ndhF, matK* e 18S (Albach et al. 2001a, Bremer et al. 2002; Downie e Palmer 1992; Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; Lu 1990; Olmstead et al. 1992, 1993a,b, 2000a,b, 2001; Olmstead e Reeves 1995; Oxelman et al. 2005; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000; Wagstaff e Olmstead 1997; Wortley et al. 2005).

Oleaceae e as pequenas famílias Tetrachondraceae e Plocospermataceae são clados de divergência precoce dentro da ordem. Oleaceae é caracterizada pelas flores actinomorfas (geralmente com quatro pétalas) com apenas dois estames e, as flores de Tetrachondraceae (incluindo *Polypremum*) e Plocospermataceae também são radiais. A maioria dos integrantes da ordem apresenta flores bilabiadas, zigomorfas, em um padrão 2 + 3, isto é, o tubo da corola é formado por dois lobos (flores bilabiadas) formados pelas duas pétalas superiores e as três inferiores, mas flores com quatro pétalas ou secundariamente radiais ocorrem em *Buddleja* (Figura 9.123). Os demais integrantes da ordem também apresentam quatro estames (dois longos e dois curtos), embora algumas vezes tenham sido reduzidos a dois. O clado também é caracterizado por endosperma com haustórios nos extremos micropilar e calazal, inclusões lamelares de proteína nos núcleos, flavonas 6 ou 8-oxigenadas, bem como por antraquinonas derivadas do ácido shiquímico.

Chave para as Principais Famílias de Lamiales

1. Perianto ausente; geralmente com 1 estame; plantas aquáticas com flores inconspícuas e polinizadas pela água . . . . . Plantaginaceae (em parte, *Callitriche*)

1. Perianto presente; estames geralmente 2-4; plantas terrestres ou aquáticas com flores geralmente vistosas e polinizadas por animais (ou pelo vento) 2

2. Árvores ou arbustos de manguezais com pneumatóforos eretos em forma de lápis; folhas com glândulas subsésseis que excretam uma secreção hipersalina que seca rapidamente e forma cristais de sal; em geral com apenas 1 semente por fruto. . . . . **Acanthaceae** (*Avicennia*)

2. Ervas até árvores não de manguezais; sem pneumatóforos e sem glândulas secretoras de sal; sementes (2-) 4 a numerosas por fruto 3

3. Fores radiais, com 4 pétalas 4

3. Flores bilaterais, com 5 pétalas, as duas superiores e as três inferiores formando lobos opostos 6

4. Estames 2; óvulos, freqüentemente 2 por lóculo . . . . . **Oleaceae**

4. Estames 4; óvulos ± numerosos por lóculo 5

5. Plantas herbáceas; folhas geralmente alternas e em rosetas basais, lâmina com venação ± paralela; flores em espigas ou glomérulos, inconspícuas, polinizadas pelo vento; fruto cápsula circuncisa ou aquênio . . . . . **Plantaginaceae** (em parte; *Plantago* e *taxa* afins)

5. Plantas geralmente lenhosas, folhas opostas, não em rosetas basais; lâmina de venação peninérvea; flores em diversas inflorescências cimosas, conspícuas e polinizadas por insetos; fruto cápsula diversamente deiscente, drupa ou sâmara . . . . . **Scrophulariaceae** (*Buddleja*)

6. Óvulos 2 por carpelo, cada lóculo dividido por falsos septos, assim com 1 óvulo por cada divisão do ovário; frutos drupas (com 1-4 caroços) ou esquizocarpo geralmente com 4 núculas; estilete terminal a ginobásico; folhas opostas 7

6. Óvulos geralmente numerosos, se reduzidos a 2 por carpelos, há apenas 2 lóculos no ovário (isto é, não há divisões secundárias por meio de falsos septos); frutos geralmente cápsulas, às vezes bagas ou drupas; estilete sempre terminal; folhas alternas ou opostas. 8

7. Inflorescências indeterminadas, as unidades laterais são ou parecem flores solitárias; óvulos aderidos diretamente na margem dos falsos septos; estilete consistentemente terminal; estigma conspícuo e lobado. . . . . **Verbenaceae**

7. Inflorescências mistas, com eixo principal ± indeterminado e unidades laterais claramente determinadas (ramificadas como cimas), estas últimas às vezes reduzidas e a inflorescência parecendo pseudoverticilada; óvulos aderidos a falsos septos, muito próximo das margens involutas dos carpelos; estilete terminal a ginobásico; estigma geralmente inconspícuo, no ápice dos ramos do estilete . . . . . **Lamiaceae**

Dentro do clado com corola bilabiada, "Scrophulariaceae", na sua delimitação tradicional, é polifilética e sustentada apenas por simplesiomorfias (neste nível de abrangência), tais como flores com corolas bilabiadas, presença de quatro estames e de cápsulas mais ou menos globosas com sementes pequenas e providas de endosperma. Alguns integrantes da família são aparentemente mais próximos de integrantes de outras famílias de Lamiales do que de outras Scrophulariaceae (Figura 9.123). A família é aqui dividida em três grupos principais, cada um dos quais é aparentemente monofilético: Scrophulariaceae s.s., Orobanchaceae e Plantaginaceae. Verbenaceae e Lamiaceae com freqüência são consideradas famílias-irmãs e ambas apresentam ovários com quatro óvulos, divididos em quatro lóculos graças ao desenvolvimento de falsos septos, e óleos aromáticos. No entanto, análises de seqüências de *rbcL* e *ndhF* sustentam a hipótese de tais caracteres terem evoluído mais de uma vez em Lamiales (Olmstead e Reeves 1995; Wagstaff e Olmstead 1996; Oxelman et al. 1999), enquanto as análises moleculares de Bremer e colaboradores (2002) sustentam a relação de famílias-irmãs entre Lamiaceae e Verbenaceae. Análises baseadas em seqüências de nucleotídeos de *rbcL, ndhF* e *rps2* (Olmstead et al, 2000b) sugerem que Orobanchaceae é mais próximo de *Paulownia* e de Lamiaceae; por sua vez, Scrophulariaceae deve ser próxima de Buddlejaceae e Myoporaceae (e estas duas últimas famílias hoje são incluídas dentro

8. Plantas insetívoras, com pêlos pegajosos e mucilaginosos ou utrículos; placentação central-livre, 2 anteras . . . . . **Lentibulariaceae**
8. Plantas não insetívoras; placentação geralmente axial ou parietal, geralmente 4 anteras 9
9. Ovário súpero a ínfero; anteras conatas ou aderidas aos pares; placentação parietal . . . . . **Gesneriaceae**
9. Ovário consistentemente súpero; anteras geralmente livres; placentação geralmente axial. 10
10. Sementes com endosperma bem desenvolvido 11
10. Sementes com endosperma escasso ou ausente 13
11. Plantas hemiparasíticas (e verdes) a holoparasíticas (± sem clorofila), formando conexões haustoriais com as raízes de diversas plantas hospedeiras; placentação axial ou parietal. . . . . **Orobanchaceae**
11. Plantas autotróficas (e verdes), sem haustórios; placentação axial 12
12. Lóculos das anteras confluentes e antera deiscente por uma única fenda distal, antera não sagitada; estames 5, 4 ou 2; flores clara ou ligeiramente bilaterais . . . . . **Scrophulariaceae** (em parte)
12. Lóculos das anteras livres, deiscentes por 2 fendas longitudinais ou as porções apicais dos sacos polínicos adnatas e deiscentes por uma única fenda em forma de U ou V, antera ± sagitada; estames 4 ou 2; flores ± claramente bilaterais . . . . . **Plantaginaceae** (em parte; numerosos gêneros)
13. Frutos em geral de deiscência explosiva, sementes associadas com um funículo expandido e especializado (retináculo); freqüentemente com cistólitos . . . . . **Acanthaceae**
13. Frutos deiscentes, mas não explosivos, ou não deiscentes; sementes sem retináculo; cistólitos ausentes 14
14. Óvulos ± numerosos por lóculo, dispostos em placentas bilobadas; fruto geralmente cápsula alongada, nunca drupa; folhas geralmente opostas e compostas, lâminas sem glândulas pelúcidas; sementes geralmente achatadas e aladas . . . . . **Bignoniaceae**
14. Óvulos geralmente 1 por lóculo, dispostos em placentas não-modificadas; fruto drupa; folhas geralmente alternas e espiraladas, simples, lâminas geralmente com glândulas pelúcidas; sementes não achatadas e sem asas. . . . . **Scrophulariaceae** (*Myoporum* e *taxa* afins)

de uma Scrophulariaceae redefinida) e Verbenaceae deve ser próxima de Bignoniaceae. Plantaginaceae, junto com Gesneriaceae e Calceolariaceae, devem ser linhagens de divergência precoce dentro do clado das bilabiadas (Figura 9.123). As delimitações atuais das famílias ainda são incertas, e as famílias apresentadas neste texto são separadas com base em poucas diferenças. Alguns sistematas chegaram mesmo a sugerir que todas as famílias com flores bilabiadas e zigomorfas (isto é, com uma corola de padrão 2 + 3 e geralmente com quatro estames) deveriam ser combinadas em uma única e grande família.

Lamiales seguramente pertence às asterídeas-núcleo, tal como indicado por seqüências de DNA, corolas gamopétalas, óvulos com um único tegumento e megasporângio de parede fina. A ordem provavelmente é mais próxima de Solanales e Gentianales (Downie e Palmer 1992; Hufford 1992; Olmstead et al. 1992a,b, 1993).

A ordem consiste em cerca de 22 famílias e 20.000 espécies; as principais famílias são **Oleaceae, Bignoniaceae, Scrophulariaceae, Orobanchaceae, Plantaginaceae**, Phyrmaceae, Calceolariaceae, **Gesneriaceae, Lentibulariaceae, Acanthaceae, Verbenaceae e Lamiaceae** (Cantino 1990, 1992a,b; Cantino et al. 1992; Olmstead e Reeves 1995; Wagstaff e Olmstead 1996).

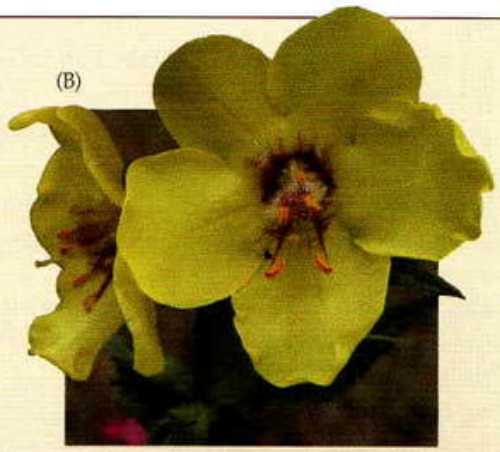
Oleaceae Hoffmannsegg e Link (Família da oliveira)

Árvores, arbustos, ou lianas; com freqüência com esclereídes; geralmente com glicosídeos fenólicos; **gemas 2 a muitas e sobrepostas;** presença de iridóides. Indumento de escamas peltadas. *Folhas geralmente opostas*, simples, compostas pinadas ou trifolioladas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea; *estípulas ausentes*. Inflorescências determinadas,

(A)

Lamiales: Plantaginaceae
Antirrhinum majus: frutos deiscentes por poros

(B)



Lamiales: Scrophulariaceae
Verbascum virgatum: flores

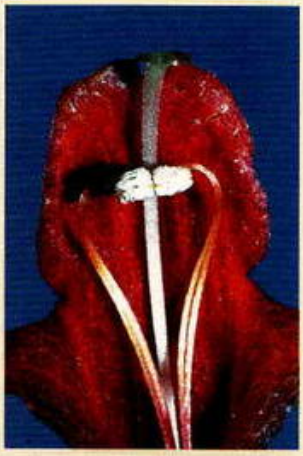
(C)

Lamiales: Gesneriaceae
Columnea zebrina: planta florida

(D)

Lamiales: Plantaginaceae
Antirrhinum majus: flor, secção longitudinal

(E)



Lamiales: Gesneriaceae
Aeschnanthus radicans: anteras conatas

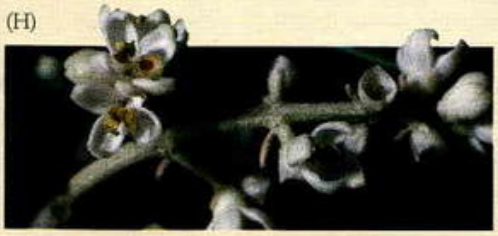
(F)

Lamiales: Bignoniaceae
Kigelia africana: flor

(G)

Lamiales: Plantaginaceae
Plantago aristata: inflorescências

(H)



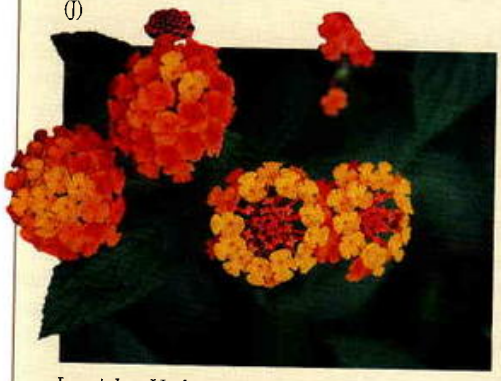
Lamiales: Oleaceae
Olea europaea: flores

(I)

Lamiales: Orobanchaceae
Orobanche uniflora: planta florida

PRANCHA 9.21 Eudicotiledôneas: Lamiales

(J)

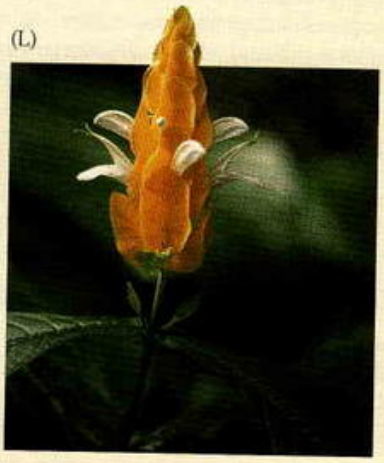


Lamiales: Verbenaceae
Lantana camara: flores

(K)

Lamiales: Lamiaceae
Vitex agnus-castus: flores

(L)



Lamiales: Acanthaceae
Pachystachys lutea: inflorescência com brácteas coloridas

(M)

Lamiales: Bignoniaceae
Spathodea campanulata: fruto e sementes aladas

(N)

Lamiales: Lentibulariaceae
Pinguicula caerulea: roseta basal e flores

(O)

Lamiales: Lamiaceae
Stachys sp.: flores

Stachys sp.: dissecção do ovário; observe os 4 lobos

(P)

Lamiales: Lentibulariaceae
Utricularia inflata: folhas com utrículos

PRANCHA 9.21 Eudicotiledôneas: Lamiales

às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais ou axilares. *Flores bissexuais ou às vezes unissexuais* (plantas então polígamas a ± dióicas), *radiais. Sépalas geralmente 4, conatas,* raro ausentes (em alguns *Fraxinus*). *Pétalas geralmente 4,* mas às vezes mais numerosas, *conatas,* imbricadas ou induplicado-valvadas (isto é, dobradas para dentro, com a porção central dos lobos encontrando-se), raro reduzidas ou ausentes (em alguns *Fraxinus*). **Estames 2;** *filetes adnatos à corola;* grãos de pólen tricolpados ou tricolporados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero com placentação axial;* estigma 2-lobado ou capitado. *Óvulos geralmente 2 por lóculo,* com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco nectarífero freqüentemente presente. *Fruto cápsula loculicida ou circuncisa, sâmara, baga ou drupa; com freqüência 1-seminada;* endosperma presente a ausente (Figura 9.124).

Fórmula floral:

*, K④, C④, A2, G②; cápsula, sâmara, drupa, baga

Distribuição: amplamente distribuída em regiões tropicais a temperadas.

Gêneros/espécies: 25/600. ***Principais gêneros:*** *Jasminum* (230 spp.), *Chionanthus* (90), *Fraxinus* (60), *Ligustrum* (35), *Noronhia* (35), *Syringa* (30), *Menodora* (25), *Olea* (20), *Forestiera* (15) e *Osmanthus* (15). Todos os gêneros supracitados (exceto *Olea e Noronhia*) estão representados nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

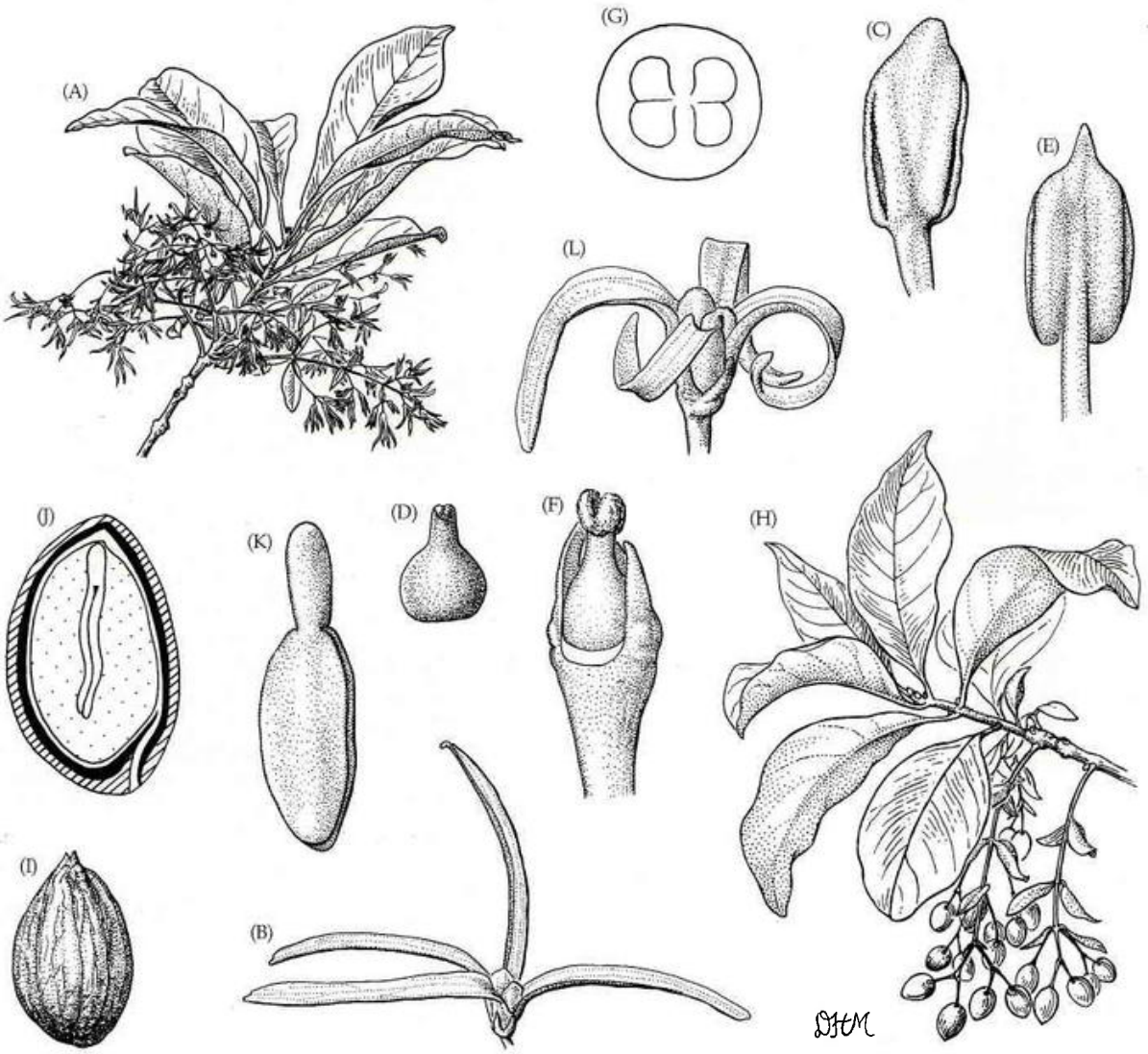


FIGURA 9.124 Oleaceae. (A-K) *Chionanthus virginicus*: (A) ramo florido (× 0,5); (B) flor estaminada (× 3); (C) estame de flor estaminada (× 20); (D) gineceu não-funcional de flor estaminada (× 3); (E) estame de flor bissexual (× 20); (F) gineceu de flor bissexual (× 15); (G) ovário em secção transversal, com dois óvulos por lóculo (× 30); (H) ramo com drupas (× 0,5); (I) caroço (× 2,5); (J) caroço e semente em secção longitudinal, parede do endocarpo hachurada, endosperma pontilhado e embrião em branco (× 4); (K) embrião (× 7,5). (L). *C. pygmaeus*: flor estaminada, observe os dois estames (× 6). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 87.)

Importância econômica e produtos: *Olea europaea* (oliveira; Prancha 9.21H) fornece frutos comestíveis e óleo de cozinha. *Fraxinus* contém espécies de madeira comercialmente importantes. *Forsythia, Jasminum, Ligustrum, Chionanthus, Osmanthus, Syringa* e *Noronhia* são cultivados como plantas ornamentais.

Discussão: Oleaceae é considerada monofilética com base em seqüências de *rps16* e *trnL-F* e em muitas sinapomorfias morfológicas (Wallander e Albert 2000). A família, do ponto de vista morfológico, é muito divergente da maioria das outras Lamiales, e às vezes tem sido incluída em uma ordem própria (Oleales).

A família geralmente é dividida em "Jasminoideae", caracterizada pela presença de um a muitos óvulos geralmente eretos por lóculo e de quatro a doze pétalas, e "Oleoideae", caracterizada pela presença de dois óvulos pêndulos por lóculo e quatro pétalas. "Jasminoideae" é morfologicamente heterogênea e parafilética (Kim e Jansen 1998b; Wallander e Albert 2000). Oleoideae é hipoteticamente monofilética, com base nos caracteres supracitados, no número cromossômico haplóide 23, na presença de característicos glicosídeos de flavonas e em caracteres de anatomia da madeira. A maioria das Oleoideae apresenta frutos drupáceos (p. ex., *Chionanthus, Forestiera, Ligustrum, Noronhia, Olea* e *Osmanthus*), mas *Syringa* apresenta cápsulas loculicidas e *Fraxinus* produz sâmaras. *Fraxinus* também é característico por apresentar folhas pinado-compostas (vs. simples nas outras Oleoideae) e flores reduzidas e polinizadas pelo vento. O tipo de fruto é variável dentro de "Jasminoideae"; *Jasminum* apresenta bagas bilobadas, *Fontanesia* apresenta sâmaras e *Forsythia* e *Menodora* apresentam cápsulas.

As flores vistosas freqüentemente odoríferas e diversamente coloridas de Oleaceae são polinizadas por abelhas, borboletas e moscas à procura de néctar. As flores de *Fraxinus* e *Forestiera* apresentam perianto reduzido e são polinizadas pelo vento. Pode ocorrer tanto a polinização cruzada quanto a autopolinização. Espécies com frutos carnosos são dispersas por aves ou mamíferos. As sâmaras de *Fraxinus* são dispersas pelo vento, tal como ocorre com as sementes de espécies com frutos capsulares.

Referências adicionais: Bigazzi 1989; Green 2004; Wilson and Wood 1959.

Gesneriaceae Richard e A. L. de Jussieu
(Família da violeta africana)

Ervas até arbustos, *freqüentemente epífitas;* muitas vezes com glicosídeos fenólicos; sem iridóides. Pêlos simples, com freqüência glandulosos. *Folhas geralmente opostas, normalmente simples,* inteiras a diversamente denteadas, freqüentemente pilosas, com venação peninérvea; *estípulas geralmente ausentes.* Inflorescências geralmente determinadas, às vezes reduzidas a uma flor solitária; axilares. Flores bissexuais, zigomorfas. Sépalas 5, livres a conatas. *Pétalas 5, conatas, corola geralmente bilabiada,* com lobos imbricados. *Estames 4,* ± *didínamos; filetes adnatos à corola;* **anteras aderidas aos pares ou todas juntas;** grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero a ínfero,* **com placentação parietal;** estigma 2-lobado. Óvulos numerosos por placenta, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Glândulas ou disco nectaríferos geralmente presentes. *Fruto cápsula loculicida ou septicida, às vezes carnosa ou baga;* sementes pequenas; endosperma presente ou ausente.

Fórmula floral:

X, K(5), C(2+3), A(2+2), $\underline{\overline{G(2)}}$; cápsula, baga

Distribuição e ecologia: família amplamente distribuída em regiões tropicais.

Gêneros/espécies: 147/3.500. ***Principais gêneros:*** *Cyrtandra* (550 spp.), *Columnea* (270), *Besleria* (200), *Henckelia* (150), *Streptocarpus* (150, incluindo *Saintpaulia*), *Aeschynanthus* (140), *Chirita* (80), *Alloplectus* (75), *Sinningia* (60) e *Gesneria* (60). Nenhuma espécie ocorre como nativa nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: a família é notável pelo grande número de espécies ornamentais, incluindo *Episcia, Columnea, Sinningia* (gloxínia, rainha-do-abismo), *Streptocarpus* (violeta africana) e *Aeschynanthus* (Prancha 9.21.E).

Discussão: Gesneriaceae é considerada monofilética com base em caracteres morfológicos e seqüências de *ndhF* (Smith 1996; Smith et al. 1997). A maioria dos gêneros pertence a duas grandes subfamílias. Gesnerioideae é monofilética, como evidenciado pelo ovário semi-ínfero a completamente ínfero e pelos grãos de pólen grandes. A monofilia de Cyrtandroideae, que apresenta ovário súpero, é sustentada por um caráter embriológico incomum: um cotilédone se torna maior do que o outro na germinação. As duas subfamílias também são sustentadas por caracteres de número cromossômico, de compostos secundários característicos, e por seqüências de *ndhF* (Smith et al. 1997). Dentro de Gesnerioideae, gêneros como *Asteranthera, Besleria, Napeanthus* e *Sinningia* são clados de divergência precoce, enquanto Gloxinieae (*Kohleria, Gloxinia* e *taxa* afins), Gesnerieae (*Gesneria, Sanango, Rhytidophyllum*) e Episcieae (p. ex., *Codonanthe, Episcia, Alloplectus* e *Columnea*) formam um clado (Smith e Carroll 1997).

As vistosas flores de Gesneriaceae apresentam grande diversidade de síndromes de polinização; os principais polinizadores são abelhas, mariposas, borboletas, moscas, morcegos e aves. Pólen e néctar são utilizados como recompensas florais. A atração dos polinizadores pode ser auxiliada pela presença de cálices e até folhas coloridas. Espécies com frutos carnosos são dispersas por aves; as pequenas sementes dos *taxa* com frutos capsulares devem ser dispersas pelo vento e pela água.

Referências adicionais: Burtt 1977; Harrison et al. 1999; Möller and Cronk 1997; Weber 2004; Wiehler 1983.

Plantaginaceae A. L. de Jussieu
(Família do tanchagem)

Ervas ou, menos freqüentemente, arbustos, às vezes aquáticos; autotróficos, sem haustórios; freqüentemente com glicosí-

deos fenólicos e saponinas triterpenóides, **iridóides ramnosil-acilados** e, às vezes, glicosídeos cardíacos. Pêlos diversos, mas em geral simples, se glandulares, o pedúnculo alongado *e geralmente composto por 2 células ou mais e uma cabeça ± globosa a elipsóide,* **sem partições verticais.** *Folhas alternas e espiraladas ou opostas,* ocasionalmente verticiladas, *simples,* inteiras a diversamente denteadas, com venação peninérvea, mas ± paralela em *Plantago; estípulas ausentes.* Inflorescências diversas. *Flores geralmente bissexuais e bilaterais, mas ± radiais em Plantago; reduzidas em Callitriche. Sépalas geralmente 4 ou 5, conatas. Pétalas geralmente 5, ocasionalmente parecendo 4 (devido à fusão dos dois lobos superiores), conatas, corola bilabiada,* às vezes com um nectário basal do tipo esporão, o lábio inferior às vezes provido de uma excrescência que oculta a fauce (corola personada), lobos imbricados ou valvados. *Estames geralmente 4, didínamos,* às vezes reduzidos a dois, às vezes um quinto estame presente na forma de um estaminódio (p. ex., *Penstemon*); *filetes adnatos à corola; anteras 2-loculares, lóculos livres, deiscentes por duas fendas longitudinais,* ou porção apical dos sacos polínicos às vezes adnatas e deiscentes por uma única fenda em forma de U ou V invertida (isto é, sagitada), sacos polínicos divergentes (antera sagitada); grãos de pólen freqüentemente tricolporados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero, com placentação axial, placentas grandes e não divididas;* estigma geralmente 2-lobado. *Óvulos geralmente numerosos por lóculo,* com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco nectarífero geralmente presente, mas ausente em *Plantago* e *Callitriche. Fruto geralmente cápsula septicida, ocasionalmente poricida ou circuncisa* (Prancha 9.21A); sementes angulosas ou aladas (Figura 9.125).

Fórmula floral:

X ou *, K(4–5), C(2+3) ou (4), A2+2 ou 2, G(2); cápsula

Distribuição: família cosmopolita, porém mais diversa em regiões temperadas.

Gêneros/espécies: 104/1.820. ***Principais gêneros:*** *Veronica* (450 spp.), *Penstemon* (250), *Plantago* (215), *Linaria* (120), *Antirrhinum* (40), *Limnophila* (35), *Gratiola* (20), *Scoparia* (20) e *Digitalis* (20). Gêneros importantes que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá (além da maioria dos supracitados) são *Bacopa, Callitriche, Chelone, Collinsia, Hippuris, Maurandya, Scoparia* e *Veronicastrum.*

Importância econômica e produtos: a família é bem-conhecida pela grande quantidade de *taxa* ornamentais, tais como *Angelonia, Antirrhinum* (boca-de-dragão), *Digitalis* (dedaleira), *Penstemon, Russelia* e *Veronica* (verônica). Algumas espécies de *Digitalis* têm uso medicinal.

Discussão: por muito tempo, a circunscrição desse grupo foi ambígua e muitos gêneros têm sido considerados como morfologicamente intermediários com outras famílias de Lamiales. Dois grandes conflitos residem na inserção de *Scrophularia* e *Verbascum* e na inserção de gêneros parasíticos como *Pedicularis, Agalinis* e *Castilleja.*

A maioria desses gêneros, até recentemente, foi incluída em Scrophulariaceae, mas seqüências de *rbcL, ndhF* e *rps2* (Olmstead et al. 1992a, 1993, 2000a,b, 2001; Olmstead e Reeves 1995; Tank et al. 2006) sustentam fortemente a transferência de *Scrophularia* e *Verbascum* para o assim chamado clado *Selago.* Essa transferência também é sustentada por caracteres morfológicos. *Scrophularia* e *Verbascum* partilham com *Selago* (e *taxa* afins) as apomorfias de anteras com lóculos confluentes, deiscentes por uma única fenda distal, e anteras clavadas (não-sagitadas) (Weberling 1989). Além disso, todos eles apresentam pêlos glandulosos com uma cabeça achatada e discóide constituída por duas a muitas células separadas por divisões verticais (aparentemente uma plesiomorfia). De acordo com as regras de nomenclatura (ver Apêndice 1), o clado *Selago* deve ser chamado de Scrophulariaceae, pois contém *Scrophularia,* o *typus* do nome mais antigo na família. Os integrantes da família antes chamada Scrophulariaceae são aqui incluídos em Plantaginaceae, embora o nome Veronicaceae Durande tenha sido utilizado por Olmstead et al. (2001); ver também Reveal et al.(1999).

Muitas ervas parasíticas têm sido incluídas em Scrophulariaceae na sua definição tradicional. Essas plantas mantêm conexão com suas plantas hospedeiras através de raízes especialmente modificadas denominadas haustórios. Elas abrangem desde hemiparasitas verdes e providas de clorofila até holoparasitas brancas e desprovidas de clorofila. Os gêneros parasíticos são aqui incluídos em Orobanchaceae. Essa transferência é sustentada por caracteres tanto morfológicos quanto de cpDNA (de Pamphilis et al. 1997; Tank et al. 2006).

Plantaginaceae, portanto, é circunscrita de modo que exclui *Scrophularia, Verbascum* e *taxa* afins, os *taxa* parasíticos, bem como os gêneros isolados *Paulownia* e *Schlegelia.* A família inclui Callitrichaceae e Hippuridaceae, duas famílias de ervas aquáticas especializadas com flores reduzidas, bem como um grupo de ervas com flores polinizadas pelo vento (Plantaginaceae s.s.; ver a Chave, Cronquist 1981 e Rosatti 1984 para caracteres diagnósticos de *Plantago* e *Callitriche*).

Trabalhos recentemente publicados sugerem que alguns outros gêneros autotróficos deveriam ser excluídos. É o caso de *Calceolaria,* que apresenta uma corola em forma de saco (hoje incluído em Calceolariaceae), *Leucophyllum* (que apresenta cavidades secretoras nas folhas e é hoje incluído em uma Scrophulariaceae expandida), *Mimulus* (gênero relacionado com *Phryma* e que apresenta característico cálice tubuloso denteado e estigmas sensitivos, hoje incluído em Phrymaceae; Beardsley e Olmstead 2002; Olmstead et al. 2001), bem como *Lindernia, Torenia, Micranthemum* e *taxa* afins. Estes três últimos gêneros apresentam caule geralmente em secção quadrada, sementes foveadas, pêlos glandulares na corola e anteras geniculadas com filetes basalmente engrossados e hoje são incluídos em Linderniaceae (Albach et al. 2005; Oxelman et al. 2005; Rahmanzadeh et al. 2005).

A monofilia de Plantaginaceae é sustentada por caracteres de DNA (Albach et al. 2005; Olmstead et al. 1993, 2001; Olmstead e Reeves 1995; Oxelman et al. 2005; Wagstaff e Olmstead 1997). A proximidade de *Plantago* com integrantes da família polinizados por insetos é especialmente evidente nos caracteres químicos, em particular pela presença de au-

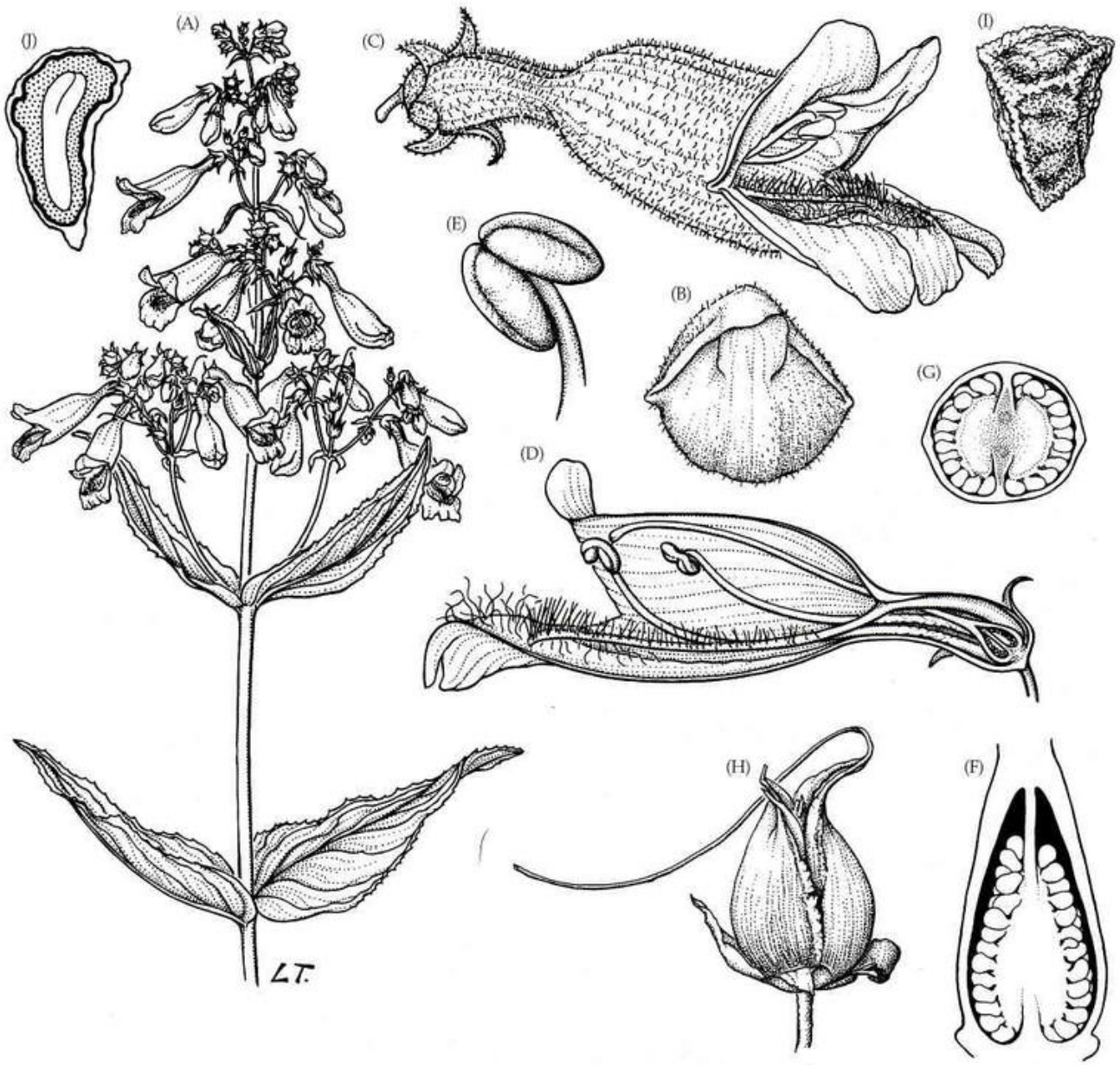


FIGURA 9.125 Plantaginaceae. *Penstemon canescens*: (A) caule florido (× 1); (B) ápice de botão (× 5); (C) flor (× 5); (D) flor em secção longitudinal, observe o estaminódio piloso e estames em dois pares (didínamos) (× 5); (E) antera (× 15); (F) ovário em secção longitudinal (× 18); (G) ovário em secção transversal, observe os numerosos óvulos (× 18); (H) cápsula (× 4,5); (I) semente (× 36); (J) semente em secção longitudinal, endosperma pontilhado, embrião em branco (× 30). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 99.)

cubina um iridóide glicosilado, manitol (um álcool de açúcar) e ácidos oléico e linoléico (como principais ácidos graxos). A corola tetralobada de *Plantago* provavelmente derivou da completa fusão de dois lobos superiores de um ancestral com corola provida de cinco lobos, como a que se observa em algumas espécies de *Veronica* e *Aragoa*. Sinapomorfias morfológicas de Plantaginaceae não são facilmente aparentes, embora caracteres do desenvolvimento precoce do androceu em relação à corola e a morfologia dos pêlos devam sustentar a monofilia do grupo.

As flores de Plantaginaceae apresentam grande diversidade de formas, cores e tamanhos e são polinizadas principalmente por abelhas, moscas e aves à procura de néctar. A presença de guias de néctar na corola é freqüente. As reduzidas flores de *Callitriche* são polinizadas pela água, e as de *Plantago*, pelo vento (Figura 9.21G).

Referências adicionais: Armstrong 1985; Boeshore 1920; Kamphy 1995; Miller 2001; Philbrick and Jansen 1991; Rahn 1996; Reeves and Olmstead 1998; Soekarjo 1992; Thieret 1967, 1971.

Scrophulariaceae A. L. de Jussieu
(Família da budléia)

Ervas ou arbustos; autotróficos; com iridóides. *Pêlos* geralmente simples, *se glandulares, providos de um pedúnculo curto a alongado e de uma cabeça achatada e discóide composta de 2-4 células separadas por divisões verticais,* às vezes estrelados, plumosos ou peltados. Folhas alternas e espiraladas, ou opostas, simples, inteiras a denteadas, com venação peninérvea, às vezes com cavidades secretoras esparsas (glândulas pelúcidas); estípulas ausentes. Inflorescências indeterminadas e terminais. *Flores bissexuais, bilaterais a menos freqüentemente radiais.* Sépalas geralmente 3-5, conatas. *Pétalas 4 ou 5, conatas, corola com freqüência ± bilabiada ou com um tubo estreito e lobos imbricados e expandidos. Estames 5, 4 ou 2,* o quinto estame com freqüência representado por um estaminódio; *filetes adnatos à corola; anteras 2-loculares,* **mas os sacos polínicos geralmente confluentes e deiscentes por uma única fenda distal perpendicular aos filetes ou ± em formato de U,** base da antera sagitada ou não; grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero,* com placentação axial, placentas não-divididas; estigma pontuado, capitado a 2-lobado. Óvulos numerosos a 1 por lóculo, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina ou espessa. Disco nectarífero geralmente presente. *Fruto cápsula septicida, drupa ou esquizocarpo de aquênios ou drupas.*

Fórmula floral:
X, K(4–5), C(2+3), A5 ou 2+2 ou 2, G(2); cápsula, drupa, esquizocarpo

Distribuição: amplamente distribuída, de regiões temperadas a tropicais.

Gêneros/espécies: 52/1.680. ***Principais gêneros:*** *Verbascum* (360 spp.), *Scrophularia* (250), *Eremophila* (210), *Selago* (190), *Buddleja* (125), *Manulea* (75), *Nemesia* (65) e *Sutera* (50). *Verbascum, Scrophularia, Leucophyllum, Bontia* e *Buddleja* ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá.

Importância econômica e produtos: a família apresenta escassa importância econômica; *Verbascum* (Prancha 9.21B), *Buddleja* e *Myoporum* são cultivados como ornamentais.

Discussão: a monofilia de Scrophulariaceae é claramente sustentada por caracteres morfológicos e por seqüências de *rbcL, ndhF* e *rpo2* (Olmstead et al. 1992a,b, 1993, 2001; Olmstead e Reeves 1995). *Verbascum* e *Scrophularia* estão proximamente relacionados e formam um clado sustentado por suas sementes características, filetes pilosos, tipo de desenvolvimento do endosperma e seqüências de cpDNA (Olmstead e Reeves 1995; Thieret 1967; Olmstead et al. 2001). Tais gêneros provavelmente formam o clado-irmão de Limoselleae (*Selago, Manulea, Sutera*, etc.). *Selago* e *taxa* afins formam um clado sustentado pela presença de lóculos uniovulados e frutos semelhantes com aquênios. Esse grupo é próximo de *Sutera, Manulea* e *taxa* afins, que por sua vez são morfologicamente intermediários entre os clados *Selago* e *Verbascum* + *Scrophularia*.

Os gêneros listados acima são próximos de *Buddleja* (com freqüência incluído em Buddlejaceae). *Buddleja* apresenta flores radiais com 4 lobos da corola e 4 estames. Um clado contendo *Buddleja* + *Scrophularia* + *Selago* é aparentemente irmão de outro clado contendo *Leucophyllum, Myoporum, Bontia, Ereophila* e *taxa* afins (freqüentemente incluídos em Myoporaceae). Este último clado é caracterizado pela presença de glândulas pelúcidas nas lâminas foliares e presença de apenas um óvulo por lóculo e frutos drupáceos. *Leucophyllum* (que aparentemente é o grupo-irmão dos demais *taxa* do clado com glândulas pelúcidas) apresenta folhas densamente pilosas com apenas duas glândulas pelúcidas apicais, lóculos pluriovulados e frutos capsulares (Lersten e Beaman 1998).

As flores de Scrophulariaceae são polinizadas por grande variedade de insetos à procura de néctar. As sementes ou aquênios são dispersos pelo vento e as espécies com frutos carnosos são dispersas por aves.

Referências adicionais: Hilliard 1994; Kornhall and Bremer 2004; Zona 1998.

Orobanchaceae Ventenant

Ervas; **hemiparasitas** (isto é, parasitas parciais, com clorofila) **até holoparasitas** (isto é, totalmente parasitas, sem clorofila), **com uma conexão grande ou muitas conexões pequenas do tipo haustorial com as raízes das plantas hospedeiras;** freqüentemente com glicosídeos fenólicos; geralmente com iridóides e **orobanquina, que faz com que as folhas (ou a planta toda) fiquem pretas após a secagem.** Pêlos diversos, mas geralmente simples, quando glandulares, os pedúnculos ± alongados, *em geral compostos de 2 ou mais células e uma cabeça ± glandular a elipsóide,* geralmente **sem partições verticais.** *Folhas alternas e espiraladas ou opostas, simples, freqüentemente pinado-lobadas a partidas, às vezes reduzidas a escamas,* inteiras a diversamente denteadas, com venação peninérvea; estípulas ausentes. **Inflorescências** geralmente **indeterminadas,** às vezes reduzidas a uma flor solitária, terminais a axilares. *Flores bissexuais, bilaterais.* Sépalas geralmente 5, conatas. *Pétalas geralmente 5, conatas, a corola bilabiada,* os lobos imbricados. *Estames 4, didínamos,* o quinto estame ocasionalmente presente na forma de estaminódio; *filetes adnatos à corola; anteras 2-loculares, deiscentes por duas fendas longitudinais,* 1 lóculo às vezes reduzido ou modificado, sacos polínicos divergentes e antera sagitada; grãos de pólen freqüentemente tricolporados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero com placentação axial a parietal, placentas não divididas (no caso de placentação axial) ou freqüentemente dividida (no caso de placentação parietal);* estigma 2-lobado. Óvulos geralmente numerosos por lóculo ou placenta, com 1 tegumento e megasporângio de paredes finas. Disco nectarífero geralmente presente ao redor da base do ovário. *Fruto cápsula septicida a loculicida;* sementes angulosas (Figura 9.126).

Fórmula floral: X, K(5), C(2+3), A2+2, G(2); cápsula

Distribuição: família praticamente cosmopolita.

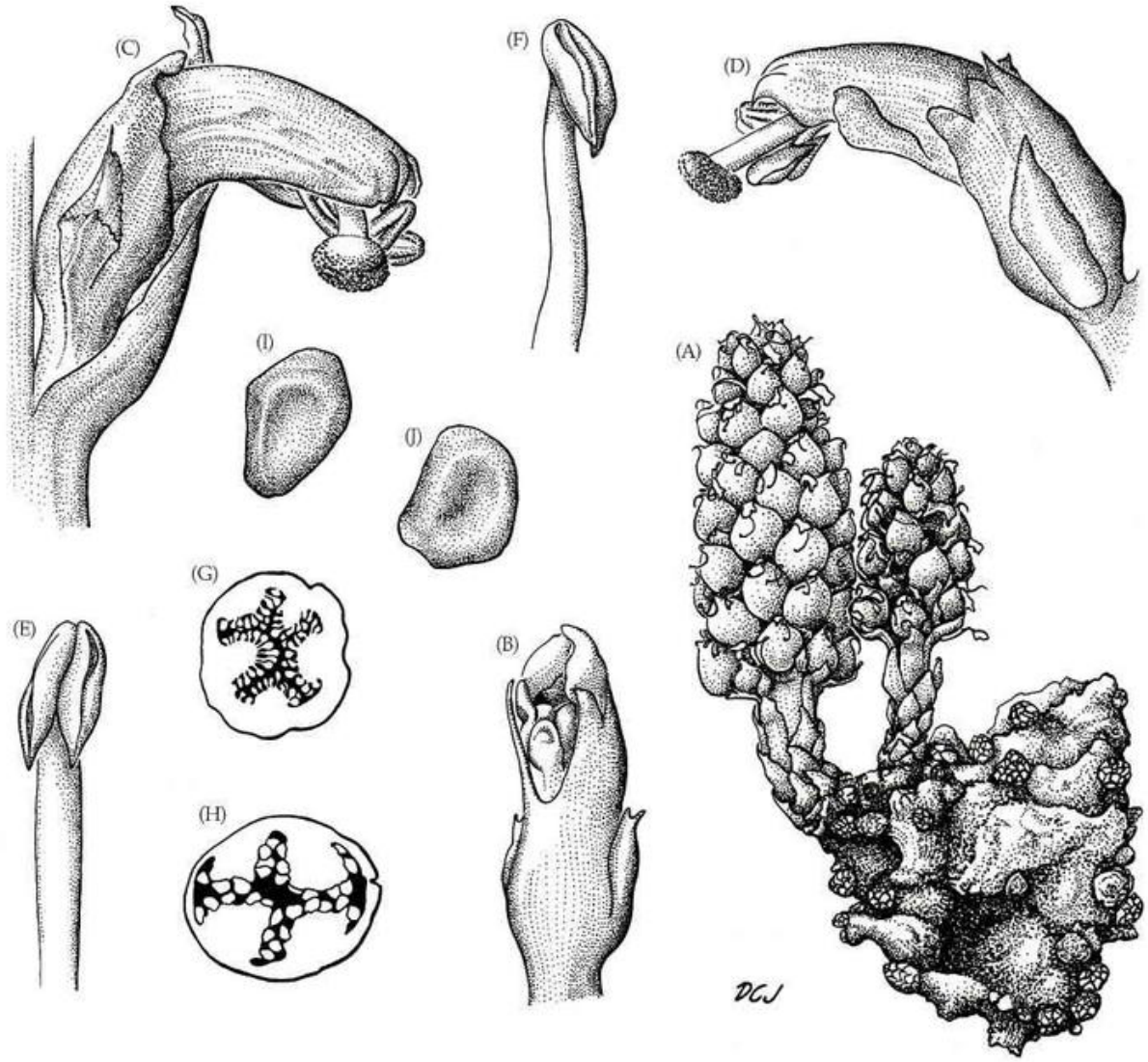


FIGURA 9.126 Orobanchaceae. *Conopholis americana*: (A) planta frutificando, retirada das raízes de *Quercus rubra*; observe as gemas escamosas na "túbera" (× 0,75); (B) botão (× 6); (C, D) flores (× 6); (E, F) estames (× 12); (G) ovário em secção transversal (× 9); (H) fruto em secção transversal (× 3); (I, J) duas sementes (× 18). (Fonte: Thieret 1971, *J. Arnold Arbor.* 52: p. 421.)

Gêneros/espécies: 65/1.540. ***Principais gêneros:*** *Pedicularis* (600 spp.), *Castilleja* (200), *Euphrasia* (200), *Orobanche* (100), *Buchnera* (100), *Agalinis* (60), *Striga* (50) e *Harveya* (40). Gêneros importantes que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá (além da maioria dos supracitados) são *Aureolaria, Conopholis, Epifagus, Melampyrum, Orthocarpus, Rhinanthus* e *Seymeria*.

Importância econômica e produtos: a família apresenta escassa importância econômica, mas alguns *taxa*, como *Striga*, podem ser pragas de lavouras.

Discussão: Orobanchaceae, como aqui circunscrita, é considerada monofilética com base no hábito hemi ou holoparasita, na morfologia dos pêlos e possivelmente na inflorescência racemosa. Análises cladísticas baseadas em DNA (Bennett e Mathews 2006; de Pamphilis e Young 1995; de Pamphilis et al. 1997; Nickrent et al. 1998; Olmstead et al. 2001; Wolfe et al. 2005; Young et al. 1999) também sustentam a monofilia do grupo. Gêneros hemiparasitas, tais como *Aureolaria, Agalinis, Pedicularis, Castilleja* e *Buchnera*, foram tradicionalmente inseridos em uma Scrophulariaceae amplamente definida (que incluía a maioria das Plantaginaceae e Scrophulariaceae, como aqui definidas), com base em numerosos caracteres simplesiomórficos. Esses *taxa* eram incluídos em Scrophulariaceae, subfamília Rhinanthoideae, junto com *taxa* autotróficos como *Veronica*. Na maioria das classificações (Cronquist 1981), os *taxa* holoparasitas (p. ex., *Orobanche, Epifagus, Conopholis* e *Boschniakia*) eram inseridos em uma família restritamente definida, dando-se ênfase à presença de placentas parietais como caráter diagnóstico. No entanto, a tradicional separação entre Orobanchaceae e Scrophulariaceae é difícil de ser aceita

em casos como o de *Harveya*, que é holoparasita, mas apresenta placentação axial. Orobanchaceae abrange um contínuo desde plantas clorofiladas providas de muitos haustórios até holoparasitas desprovidos de clorofila (Prancha 9.21I) e providos de um único e grande haustório. *Orobanche, Epifagus* e *Conopholis*, por exemplo, apenas representam um extremo em um contínuo aumento de especialização para um hábito parasítico (Boeshore 1920). Análises baseadas em DNA sugerem que, embora haustórios tenham evoluído apenas uma vez no grupo, o hábito holoparasita apareceu numerosas vezes dentro da família.

O gênero autotrófico *Lindenbergia* (geralmente incluído em Scrophulariaceae) deve ser o grupo-irmão dos gêneros hemi ou holoparasitas. Apomorfias morfológicas que sustentam essa relação devem ser a presença de lobos abaxiais da corola sobrepassando os lobos adaxiais, peculiaridades da morfologia dos pêlos e a presença de inflorescência indeterminada. *Lindenbergia* deveria ser incluído em Orobanchaceae.

As flores de Orobanchaceae apresentam grande diversidade de formatos e cores e são polinizadas por abelhas, vespas, moscas e aves. As brácteas coloridas às vezes auxiliam na atração dos polinizadores, tal como acontece com *Castilleja*. As sementes são provavelmente dispersas pelo vento.

Referência adicional: Thieret 1971.

Bignoniaceae A. L. de Jussieu
(Família do ipê e da caroba)

Árvores, arbustos ou lianas; as lianas com característico padrão de crescimento secundário anômalo que resulta em um cilindro de xilema 4 ou multilobado ou sulcado; geralmente com iridóides e glicosídeos fenólicos. Pêlos diversos, com freqüência simples. *Folhas opostas ou verticiladas*, ocasionalmente alternas e espiraladas, **compostas pinadas ou palmadas,** ocasionalmente simples, inteiras a serreadas, venação peninérvea a palmada, folíolos terminais (e ocasionalmente os laterais) às vezes modificados em gavinhas ou ganchos; *estípulas ausentes.* Inflorescências diversas. *Flores bissexuais, zigomorfas, geralmente grandes e vistosas.* Sépalas 5, conatas. *Pétalas 5, conatas, corola ± bilabiada*, os lobos geralmente imbricados. *Estames geralmente 4, ± didínamos*, às vezes reduzidos a 2, o quinto estame às vezes representado por um pequeno estaminódio; *filetes adnatos à corola; anteras sagitadas;* grãos de pólen diversos, às vezes em tétrades ou políades. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero, geralmente com placentação axial,* **placentas divididas (2 por lóculo);** *estigma fortemente bilobado, e os lobos sensitivos* (isto é, fechando-se após o contato com o polinizador). Óvulos numerosos, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco nectarífero geralmente presente. **Fruto geralmente alongado,** *cápsula septicida a loculicida,* ocasionalmente baga ou cápsula indeiscente; **sementes geralmente achatadas, aladas ou providas de pêlos; endosperma ausente;** cotilédones profundamente bilobados (Figura 9.127).

Fórmula floral: X, K(5), C(2+3), A2+2, G(2), cápsula

Distribuição: família amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais, com poucas espécies em climas temperados; muito diversa na América do Sul.

Gêneros/espécies: 104/860. ***Principais gêneros:*** *Tabebuia* (100 spp.), *Adenocalymma* (80), *Arrabidaea* (70) e *Jacaranda* (40). Alguns poucos gêneros, incluindo *Catalpa, Campsis, Macfadyena, Pithecoctenuim* e *Tecoma*, ocorrem nos Estados Unidos.

Importância econômica e produtos: algumas espécies de *Catalpa* e *Tabebuia* fornecem madeira. *Spathodea, Campsis, Bignonia, Chilopsis, Clytostoma, Crescentia* (cujete), *Jacaranda* (caroba), *Kigelia, Macfadyena* (unha-de-gato), *Podranea, Pyrostegia* (flor-de-são-joão), *Tabebuia* (ipê) e *Tecoma* (tecoma) são cultivados como ornamentais.

Discussão: Bignoniaceae é facilmente reconhecida e provavelmente monofilética, tal como evidenciado por dados de seqüências de *rbcL* e *ndhF* (Spangler e Olmstead 1999) e pelas sinapomorfias morfológicas indicadas na descrição da família. Padrões evolutivos dentro da família têm sido investigados por Gentry (1974, 1980, 1990), que reconheceu muitas tribos com base na variação do hábito, das folhas, da placentação, dos frutos e das sementes. No entanto, muitas dessas tribos não devem ser monofiléticas (Spangler e Olmstead 1999). Folhas pinado-compostas são consideradas condição ancestral, mas *Crescentia, Catalpa* e *Tabebuia* contêm espécies com folhas reduzidas, trifolioladas ou até unifolioladas. O hábito tipo liana (com folhas modificadas em gavinhas) e o crescimento secundário anômalo são considerados condições derivadas dentro de Bignoniaceae e caracterizam um grupo de gêneros neotropicais (Bignonieae; Prancha 9.21F) (Lohmann 2006). *Crescentia, Parmentiera* e *Kigelia* são caracterizados por produzirem frutos indeiscentes e freqüentemente grandes.

Paulownia e *Schlegelia* têm sido incluídos em Bignoniaceae ou considerados intermediários entre essa família e Scrophulariaceae (na sua definição tradicional, não na definição utilizada aqui). Esses gêneros carecem das características sinapomorfias de Bignoniaceae (Armstrong 1985) e são aqui tratados como pequenas famílias separadas (Spangler e Olmstead 1999). A semelhança com Plantaginaceae e Scrophulariaceae s.s. deve-se, provavelmente, a um conjunto de simplesiomorfias.

As flores de Bignoniaceae são diversas quanto a forma, coloração e período de antese. Os polinizadores são abelhas, vespas, borboletas, mariposas, aves e morcegos. A polinização cruzada é promovida pela presença de estigma sensitivo. As sementes da maioria das espécies são dispersas pelo vento (Prancha 9.21M).

Referências adicionais: Dobbins 1971; Fischer et al. 2004b; Lohmann 2006a,b; Manning 2000.

Acanthaceae A. L. de Jussieu
(Família da *Thunbergia*)

Ervas, ocasionalmente lianas, arbustos ou árvores; freqüentemente com crescimento secundário anômalo; em geral com glicosídeos fenólicos, freqüentemente com iridóides, alcalóides e diterpenóides; *com freqüência com cistólitos de diversas*

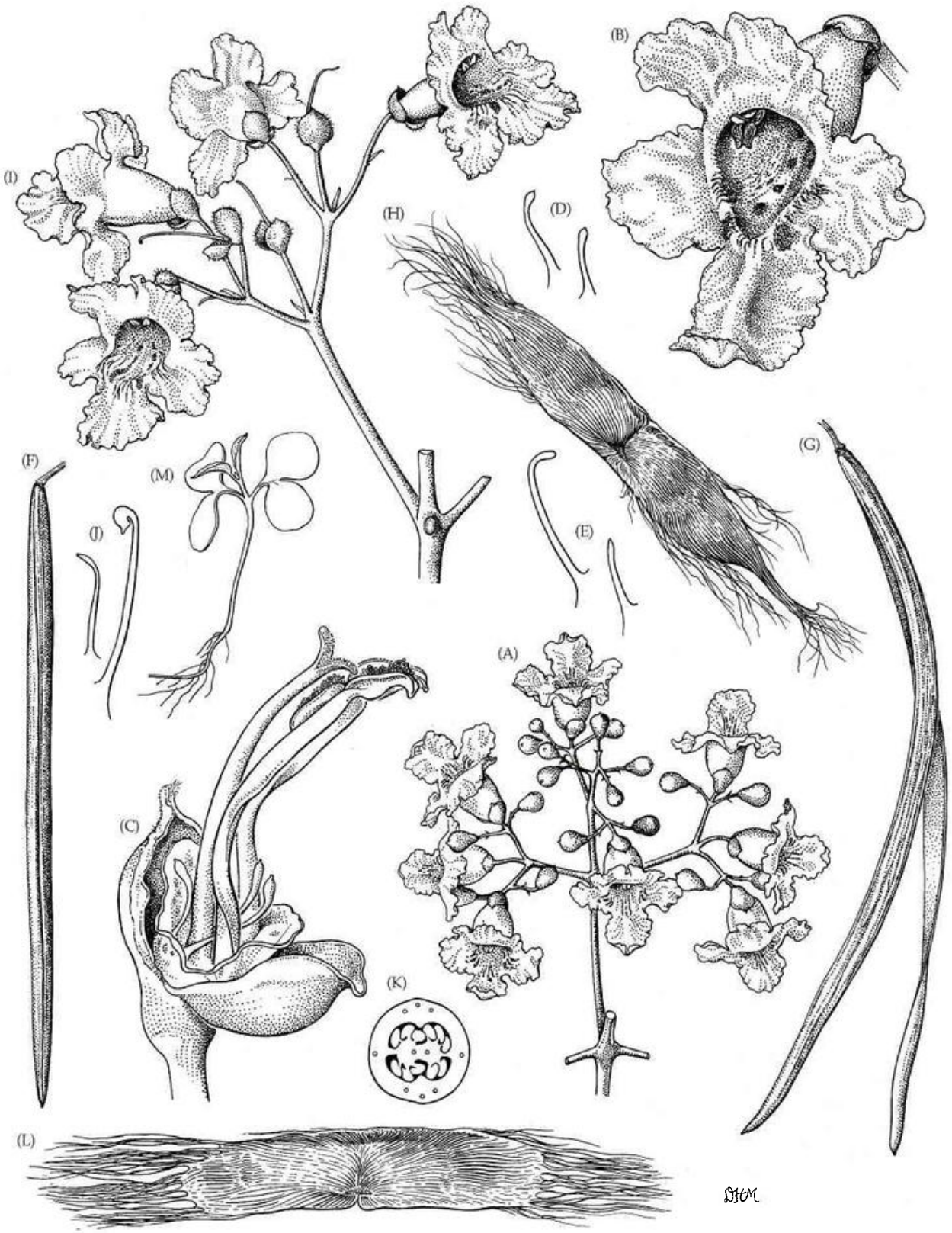


FIGURA 9.127 Bignoniaceae. (A-H) *Catalpa bignonioides:* (A) ramo de inflorescência cimosa (× 0,5); (B) flor (× 2); (C) flor com a maior parte da corola removida, expondo o gineceu, dois estames e três estaminódios (× 4); (D, E) estaminódios (× 4); (F) cápsula (× 0,5); (G) cápsula aberta (× 0,5); (H) semente (× 3), (I-M). *C. speciosa:* (I) ramo de inflorescência (× 0,7); (J) estaminódios (× 4); (K) ovário em secção transversal, observe as placentas divididas (× 12); (L) semente (× 12); (M) plântula. (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 102.)

formas. Pêlos geralmente simples, mas às vezes ramificados, dendríticos ou estrelados. *Folhas geralmente opostas,* mas alternas e espiraladas em Nelsonioideae, *simples,* às vezes lobadas, inteiras a serreadas ou denteadas, com venação peninérvea; *estípulas ausentes.* Inflorescências diversas. *Flores bissexuais, zigomorfas, freqüentemente associadas com brácteas e bractéolas grandes e coloridas.* Sépalas geralmente 4 ou 5, conatas. *Pétalas 5, conatas, a corola ± bilabiada,* lobos imbricados ou convolutos. *Estames geralmente 4, didínamos ou às vezes apenas 2; filetes adnatos à corola; anteras* às vezes uniloculares, com freqüência pilosas, freqüentemente *assimétricas,* sacos polínicos às vezes amplamente separados por um conectivo modificado. Grãos de pólen diversos. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero, com placentação geralmente axial;* estigma funiforme ou 2-lobado, mas um lobo às vezes reduzido ou ausente. *Óvulos, geralmente 2-10 em duas fileiras por lóculo,* raramente numerosos (Nelsonioideae), anátropos a campilótropos, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina, *cada óvulo disposto em uma projeção em forma de gancho (retináculo; isto é, um funículo modificado).* Disco nectarífero presente. *Fruto cápsula loculicida, quase sempre de deiscência explosiva,* mas unisseminado indeiscente e carnoso em *Avicennia; sementes geralmente achatadas,* testa às vezes mucilaginosa; endosperma geralmente ausente (Figura 9.128).

Fórmula floral:

X, K(5), C(2+3), A2+2 ou 2, G(2), cápsula

Distribuição: família amplamente distribuída, de regiões temperadas a tropicais.

Gêneros/espécies: 202/3.520. ***Principais gêneros:*** *Justicia* (400 spp.), *Barleria* (250), *Strobilanthes* (250), *Ruellia* (200), *Thunbergia* (150), *Dicliptera* (150) e *Aphelandra* (150). Gêneros dignos de nota que ocorrem nos Estados Unidos são *Anisacanthus, Avicennia, Barleria, Carlowrightia, Dicliptera, Dyschoriste, Elytraria, Hygrophila, Justicia, Ruellia, Siphonoglossa* e *Stenandrium.*

Importância econômica e produtos: a família contém muitos *taxa* ornamentais, tais como *Aphelandra* (camarão), *Asystasia, Barleria, Justicia* (camarão), *Eranthemum, Fittonia, Odontonema, Pachystachys* (Prancha 9.21L), *Sanchezia, Thunbergia* e *Acanthus.*

Discussão: a maioria dos gêneros de Acanthaceae constitui um grupo bem definido e monofilético, mas alguns gêneros (aqui incluídos em Nelsonioideae e Thunbergioideae) tornaram duvidosa a monofilia da família (Bremekamp 1965). A família é amplamente circunscrita e considerada monofilética com base em seqüências de *ndhF, rbcL, trnL-F* e ITS (Hedrén et al. 1995; Scotland et al. 1995; McDade et al. 2000). Não são conhecidas sinapomorfias morfológicas para Acanthaceae.

Nelsonioideae (p. ex., *Nelsonia, Elytraria*) deve representar um complexo basal e parafilético dentro da família; esse grupo reteve muitos caracteres plesiomórficos, tais como folhas alternas e espiraladas, numerosos óvulos sem retináculo e sementes com endosperma (Long 1970). *Thunbergia* e *taxa* afins (Thunbergioideae) e os demais gêneros (Acanthoideae) devem constituir um clado sustentado por caracteres de seqüências de DNA, perda do endosperma, redução no número de óvulos e, possivelmente, pela presença de folhas opostas. A maioria dos integrantes da família pertence a grande e claramente monofilética Acanthoideae (Scotland 1990; McDade et al. 2000). Sinapomorfias desse clado seriam a presença de retináculos, cápsulas explosivas e um tipo característico de lobos da corola imbricados. Dois subgrupos monofiléticos ocorrem em Acanthoideae. O maior é sustentado pela presença de cistólitos nas folhas e inclui *Sanchezia, Hygrophila, Ruellia, Eranthemum, Dyschoriste, Strobilanthes, Barleria, Pachystachys, Dicliptera, Odontonema, Justicia* e *Fittonia.* O subgrupo menor é diagnosticado pela presença de anteras uniloculares e inclui *Acanthus, Stenandrium* e *Aphelandra* (Hedrén et al. 1995; Scotland et al. 1995; McDade e Moody 1999; McDade et al. 2000).

Curiosamente, análises filogenéticas recentes baseadas em dados moleculares sustentam a inclusão do gênero *Avicennia* (planta característica dos manguezais) em Acanthaceae (Sanders 1997) (como a subfamília Avicennoideae; Schwarzbach e McDade 2002), uma proposta também sustentada pela presença de nós articulados, pela estrutura floral (incluindo o fato de a flor ser subtendida por uma bráctea e duas bractéolas), pela redução no número de óvulos e pela ausência de endosperma.

As flores de Acanthaceae apresentam corolas coloridas e, com freqüência, brácteas vistosas e são polinizadas por abelhas, vespas, mariposas, borboletas e aves à procura de néctar. A presença de protoginia promove a polinização cruzada, mas algumas espécies de *Ruellia* apresentam flores cleistógamas. As sementes são relativamente grandes (comparadas com as de Plantaginaceae) e são ejetadas a certas distâncias, pois as cápsulas apresentam deiscência explosiva. Os frutos incomuns de *Avicennia* flutuam e são dispersos pela ação das marés.

Lentibulariaceae L. C. Richard
(Família da utriculária)

Ervas insetívoras, aquáticas ou de áreas brejosas, enraizadas em substrato úmido ou flutuante e sem raízes, às vezes epífitas; sistema vascular freqüentemente reduzido; geralmente com iridóides. *Pêlos sésseis a pedunculados, glandulosos,* **alguns secretando mucilagem e outros enzimas digestivas.** *Folhas alternas e espiraladas ou às vezes verticiladas, com freqüência em rosetas basais, simples, inteiras a finamente divididas,* **sempre muito modificadas,** *ou seja, achatadas e densamente cobertas com pêlos adesivos secretores de mucilagem e de enzimas digestivas e com as margens que se enrolam após contato com inseto-presa (Pinguicula), ou tubulosas e espiraladas com pêlos retrorsos e digestivos e providas de uma câmara basal (Genlisea), ou não claramente foliáceas, finamente divididas, carregando utrículos que capturam pequenas presas providos de 2 valvas sensitivas que formam uma armadilha que se abre e fecha rapidamente em resposta aos estímulos percebidos por 4 pêlos*

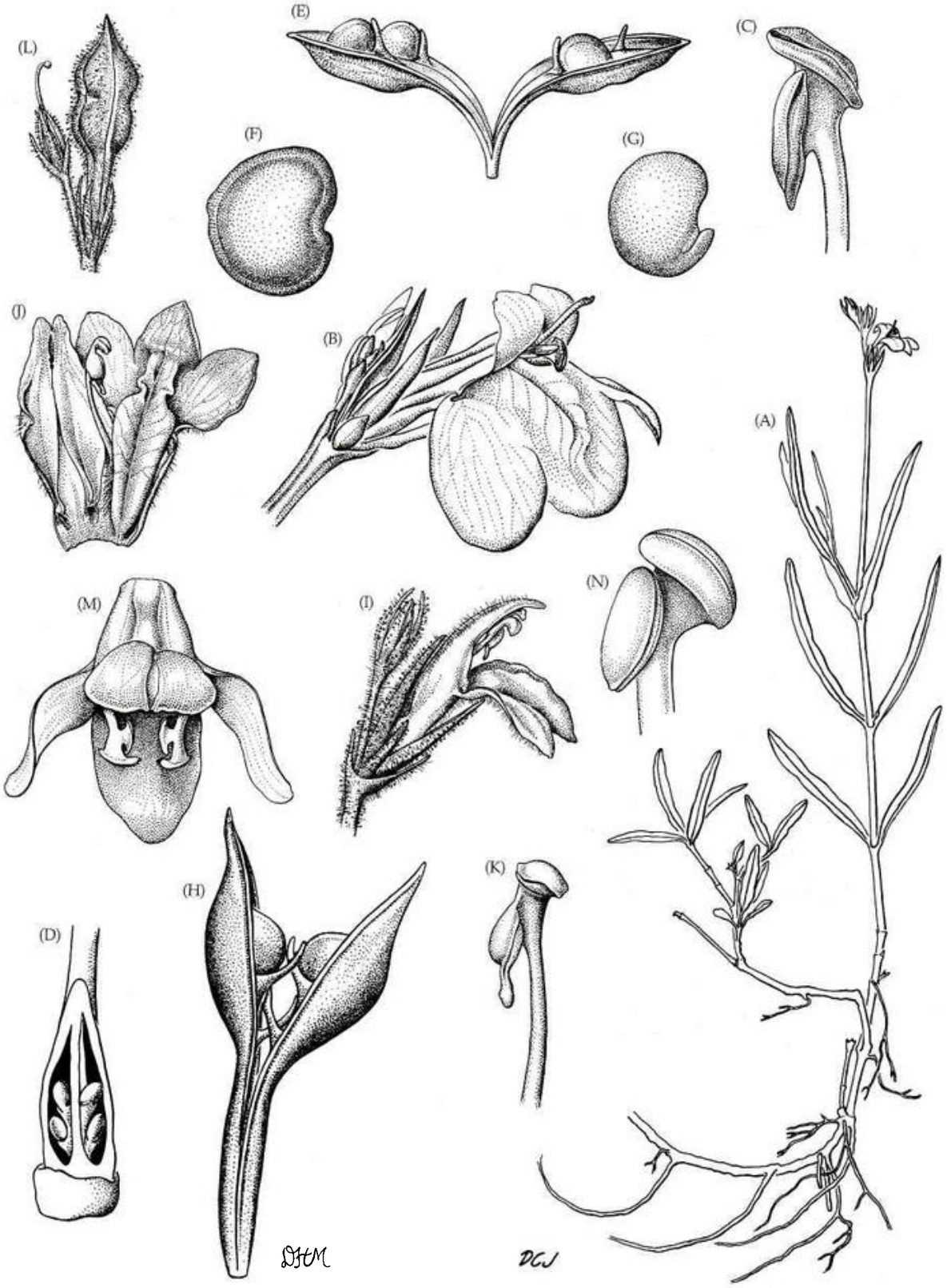


FIGURA 9.128 Acanthaceae. (A-G) *Justicia ovata* var. *angusta*: (A) planta florida (× 0,7); (B) flor e botões (× 4); (C) antera (× 14); (D) disco nectarífero e ovário, com um lado removido para mostrar quatro óvulos (× 17); (E) cápsula, uma semente removida, observe os retináculos (× 4); (F) semente hidratada (× 8,5); (G) embrião (× 8,5). (H) *J. crassifolia*: cápsula deiscente com duas sementes e quatro retináculos (× 4). (I-L) *J. cooleyi*: (I) flor e botão (× 5,5); (J) corola aberta, com um estame (× 5,5); (K) antera (× 14); (L) fruto parcialmente maduro e flor cuja corola caiu (× 3). (M, N) *J. americana*: (M) corola com estames, vista de cima (× 4); (N) antera (× 14). (Fonte: Long 1970, *J. Arnold Arbor.* 51: p. 304.)

sensoriais e que estão internamente revestidos com pêlos digestivos ramificados (Utricularia); estípulas ausentes. **Inflorescências indeterminadas,** sobre um escapo, terminais, às vezes reduzidas a uma flor solitária. Flores bissexuais, zigomorfas. Sépalas 4 ou 5, livres a conatas, freqüentemente bilabiadas. *Pétalas 5, conatas, corola bilabiada, o lábio inferior provido de um nectário em forma de esporão* e com freqüência provido de uma excrescência que oculta a fauce da corola, lobos da corola imbricados. **Estames 2;** *filetes adnatos à corola; anteras uniloculares;* grãos de pólen tricolporados a policolporados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero com placentação central-livre;* **estigma desigualmente 2-lobado.** Óvulos geralmente numerosos com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. **Disco nectarífero ausente,** *néctar produzido pelo esporão da corola. Fruto geralmente cápsula circuncisa, loculicida ou de deiscência irregular;* sementes pequenas, embrião ± indiferenciado, endosperma ausente.

Fórmula floral: X, K(4–5), C(2+3), A2, G(2); cápsula

Distribuição e ecologia: família amplamente distribuída, de regiões boreais a tropicais; plantas insetívoras de florestas úmidas, áreas alagadas ou de ambientes aquáticos. Algumas espécies de *Pinguicula* e *Utricularia* ocorrem como epífitas em florestas tropicais montanas.

Gêneros/espécies: 3/310. ***Principais gêneros:*** *Utricularia* (120 spp.) e *Pinguicula* (45). Ambos os gêneros ocorrem nos Estados Unidos e no Canadá.

Importância econômica e produtos: *Utricularia* e *Pinguicula* são ocasionalmente cultivadas como curiosidades.

Discussão: Lentibulariaceae é claramente monofilética, tal como evidenciado por caracteres morfológicos e por seqüências de *rbcL* e *matK* (Müller et al. 2000), embora sua exata localização filogenética dentro de Lamiales seja problemática. Há marcantes diferenças na morfologia foliar de *Pinguicula, Genlisea* e *Utricularia*. Contudo, as folhas dos três gêneros apresentam pêlos glandulares que secretam tanto enzimas digestivas quanto mucilagem; uma folha mais ou menos mais modificada coberta de pêlos glandulares pode representar a condição ancestral. Em *Utricularia*, os pêlos no interior dos utrículos também removem o excesso d'água, que é então secretado por glândulas externas (Prancha 9.21P). *Pinguicula* (Prancha 9.21N) é o grupo-irmão de um clado contendo *Genlisea* e *Utricularia* (Cieslak et al. 2005; Jobson et al. 2003; Müller et al. 2000).

As vistosas flores zigomorfas (amarelas, brancas, azuis, púrpuras) são polinizadas por abelhas e vespas à procura de néctar. Em *Utricularia* o estigma às vezes é sensitivo (fechando quando tocado); a polinização cruzada é característica no grupo.

Referências adicionais: Fineran 1985; Taylor 1989; Wood and Godfrey 1957.

Verbenaceae J. St. Hilaire
(Família da verbena)

Ervas, lianas, arbustos ou árvores, às vezes com acúleos ou espinhos; *caules geralmente quadrados em secção transversal;* em geral com iridóides; freqüentemente com glicosídeos fenólicos. *Pêlos simples, glandulares, com óleos aromáticos (incluindo terpenóides) e não-glandulares; estes, se presentes, geralmente unicelulares,* às vezes calcificados ou silicificados. *Folhas opostas* ou ocasionalmente verticiladas, simples, às vezes lobadas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea; *estípulas ausentes.* **Inflorescências indeterminadas, formando racemos, espigas ou glomérulos,** terminais ou axilares. Flores bissexuais, bilaterais. *Sépalas 5, conatas,* cálice tubuloso a campanulado, *persistente,* ocasionalmente expandido no fruto. *Pétalas 5 (às vezes parecendo 4 devido à fusão do par superior), conatas, corola ligeiramente bilabiada,* lobos imbricados. *Estames 4, didínamos; filetes adnatos à corola;* grãos de pólen geralmente tricolpados, **com a exina espessada próximo das aberturas.** *Carpelos 2, conatos, ovário súpero, sem lobos a ± 4-lobado, 2- locular mas parecendo 4-locular devido ao desenvolvimento de falsos septos,* mas às vezes 1 carpelo suprimido e o ovário parecendo 2-locular, com placentação axial; estilete terminal, não dividido no ápice; **estigma** geralmente 2-lobado, **conspícuo, com tecido receptivo bem desenvolvido. Óvulos 2 por carpelo (isto é, 1 em cada lóculo aparente), marginalmente inseridos (diretamente na margem dos falsos septos),** com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco nectarífero presente. *Fruto drupa com 2 ou 4 caroços* (único e 2-lobado em *Lantana*) *ou esquizocarpo dividindo-se em 2-4 núculas;* endosperma ausente (Figura 9.129).

Fórmula floral:
X, K(5), C(2+3), A2+2, G(2); drupa, 4 núculas

Distribuição: família amplamente distribuída de regiões temperadas a tropicais.

Gêneros/espécies: 35/1.000. ***Principais gêneros:*** *Verbena* (200 spp.), *Lippia* (200), *Lantana* (150), *Citharexylum* (130), *Glandularia* (100), *Stachytarpheta* (90) e *Duranta* (20). Todos os gêneros supracitados ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá; outros gêneros importantes são *Aloysia, Bouchea e Priva.*

Importância econômica e produtos: *Lippia* e *Priva* são utilizadas na medicina tradicional e fornecem óleos essenciais. *Duranta, Lantana, Petraea, Stachytarpheta, Verbena* e *Glandularia* são cultivados como plantas ornamentais.

Discussão: Verbenaceae, como aqui circunscrita, é considerada monofilética, com base em caracteres morfológicos e seqüências de *rbcL* (Cantino 1992a,b; Chadwell et al. 1992; Judd et al. 1994; Olmstead et al. 1993; Wagstaff e Olmstead 1996). A família tem sido circunscrita de modo muito mais amplo

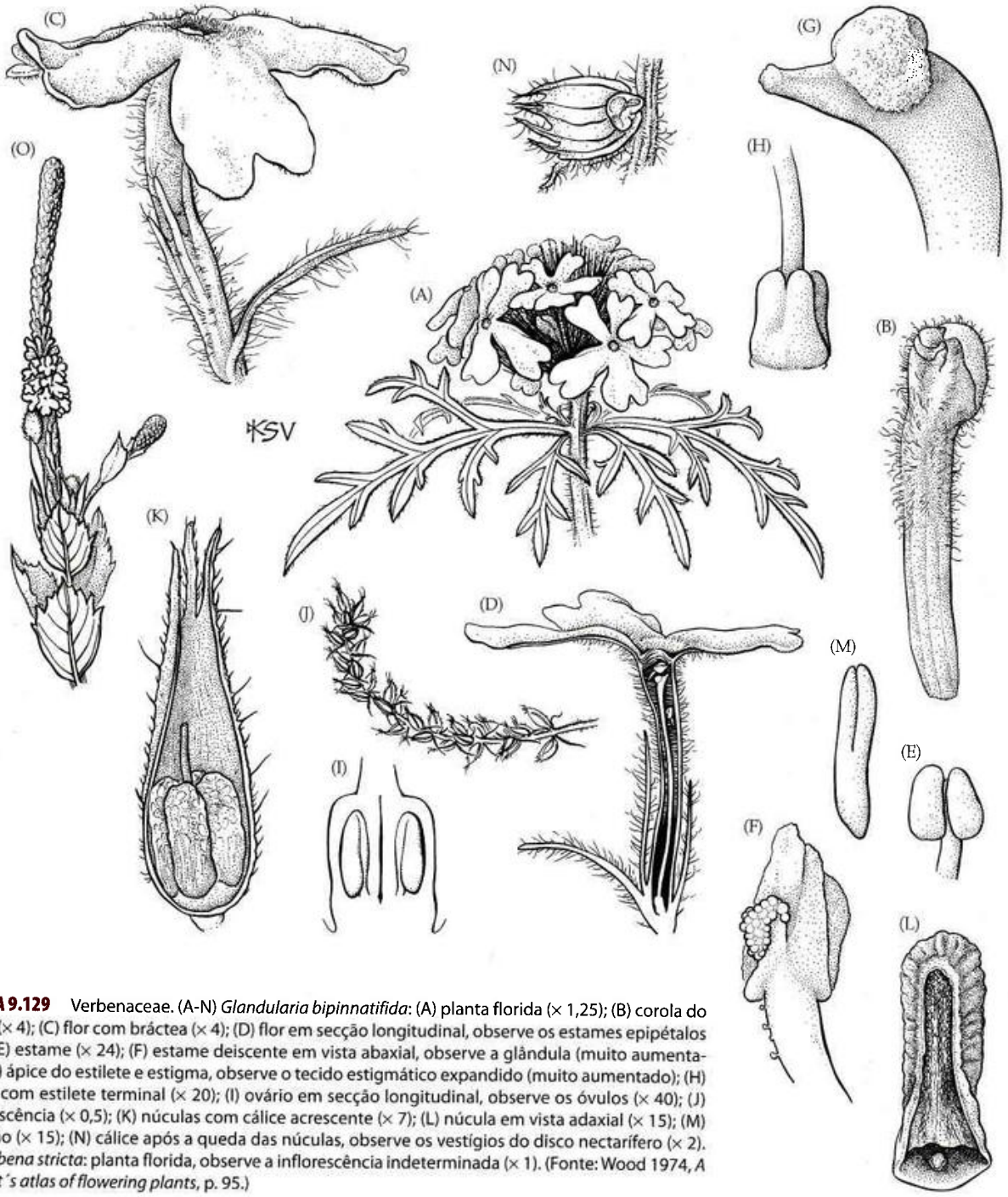


FIGURA 9.129 Verbenaceae. (A-N) *Glandularia bipinnatifida*: (A) planta florida (× 1,25); (B) corola do botão (× 4); (C) flor com bráctea (× 4); (D) flor em secção longitudinal, observe os estames epipétalos (× 4); (E) estame (× 24); (F) estame deiscente em vista abaxial, observe a glândula (muito aumentado); (G) ápice do estilete e estigma, observe o tecido estigmático expandido (muito aumentado); (H) ovário com estilete terminal (× 20); (I) ovário em secção longitudinal, observe os óvulos (× 40); (J) infrutescência (× 0,5); (K) núculas com cálice acrescente (× 7); (L) núcula em vista adaxial (× 15); (M) embrião (× 15); (N) cálice após a queda das núculas, observe os vestígios do disco nectarífero (× 2). (O) *Verbena stricta*: planta florida, observe a inflorescência indeterminada (× 1). (Fonte: Wood 1974, *A student´s atlas of flowering plants*, p. 95.)

pela maioria dos sistematas (p. ex., Cronquist 1981, 1988) e separada de Lamiaceae com base na presença de um estilete terminal (vs. ginobásico). Aqui incluímos apenas a tradicional subfamília Verbenoideae (excluindo a tribo Monochileae). Na sua delimitação tradicional, Verbenaceae é parafilética, enquanto Lamiaceae é polifilética. De modo a tornar Lamiaceae monofilética, quase dois terços dos gêneros geralmente incluídos em Verbenaceae (p. ex., *Callicarpa, Clerodendrum, Vitex, Tectona*) foram transferidos para Lamiaceae (ver Cantino 1992a,b; Cantino et al. 1992). Assim redefinida, Verbenaceae pode ser separada de Lamiaceae pela presença de racemos indeterminados, espigas ou glomérulos (vs. inflorescências com eixo principal indeterminado e eixos laterais ramificados como cimas, estes últimos às vezes reduzidos e formando

falsos verticilos); pelos óvulos aderidos nas margens dos falsos septos (vs. óvulos aderidos nos lados dos falsos septos); pelo estilete simples com estigma conspicuamente 2-lobado (vs. estilete geralmente bifurcado no ápice com região estigmática inconspícua no ápice de cada ramo do estilete); pela exina do pólen espessada nas proximidades das aberturas (vs. não espessada); e pela presença de pêlos não-glandulares exclusivamente unicelulares (vs. multicelulares e unisseriados). Além disso, as flores tendem a ser menos bilabiadas. O estilete em Verbenaceae é exclusivamente terminal, enquanto em Lamiaceae varia de terminal a ginobásico.

A inclusão de *Petraea* em Verbenaceae não é sustentada por algumas análises baseadas em cpDNA, mas é sustentada por outras, bem como por análises combinando morfologia e cpDNA, sugerindo que esse gênero deve ser o grupo-irmão dos demais integrantes da família.

As vistosas flores de Verbenaceae (Prancha 9.21J) são polinizadas por abelhas, vespas e moscas à procura de néctar. A polinização cruzada é favorecida pela presença de protandria. Os frutos drupáceos e coloridos são dispersos por aves. As núculas costumam estar associadas com o cálice persistente e são liberadas gradualmente com ajuda do vento ou por contato. Devem ser secundariamente dispersas pela água ou ingeridas por aves. Algumas são externamente transportadas por animais.

Referências adicionais: Atkins 2004; Cantino 1990; Sanders 2001.

Lamiaceae Martynov
(= Labiatae A. L. de Jussieu)
(Família da menta)

Ervas, arbustos ou árvores; *caules quadrados em secção transversal;* freqüentemente com iridóides e glicosídeos fenólicos. *Pêlos glandulares com óleos aromáticos (incluindo terpenóides) e simples, ou não-glandulares; estes, se presentes, geralmente multicelulares e unisseriados, ou com uma mistura de pêlos unicelulares e pluricelulares. Folhas geralmente opostas,* ocasionalmente verticiladas, simples, às vezes lobadas ou partidas, ou compostas pinadas ou palmadas, inteiras a serreadas; *estípulas ausentes. Inflorescências com eixo principal indeterminado e eixos laterais determinados e ramificados como cimas, com freqüência congestos em falsos verticilos,* terminais ou axilares. Flores bissexuais, zigomorfas. *Sépalas geralmente 5, conatas,* cálice radial a bilateral, ± tubulosos, campanulado ou em forma de disco, persistente, ocasionalmente expandido no fruto. *Pétalas geralmente 5, conatas, corola geralmente bilabiada,* com lobos imbricados. *Estames 4, didínamos a ± iguais, às vezes reduzidos a 2; filetes adnatos à corola;* grãos de pólen tricolpados ou exacolpados. *Carpelos 2, conatos; ovário súpero, sem lobos a profundamente 4-lobado, 2-locular mas parecendo 4-locular devido ao desenvolvimento de falsos septos,* com placentação axial; *estilete* geralmente dividido no ápice, *terminal a ginobásico; estigmas 2, pequenos e inconspícuos, no ápice dos ramos do estilete.* **Óvulos 2 por carpelo (isto é, um em cada lóculo aparente), inseridos lateralmente (nos falsos septos, muito próximo das margens enroladas dos carpelos),** com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Disco nectarífero presente. *Fruto drupa, com 1-4 caroços e indeiscente, cápsula 4-seminada ou esquizocarpo dividindo-se em 4 núculas ou 4 pequenas drupas;* endosperma escasso ou ausente (Figura 9.130).

Fórmula floral:

X, K(5), C(2+3), A2+2, G(2); drupa, 4 núculas

Distribuição: família cosmopolita.

Gêneros/espécies: 252/6.800. ***Principais gêneros:*** *Salvia* (800 spp.), *Hyptis* (400), *Clerodendrum* (400), *Thymus* (350), *Plectranthus* (300), *Scutellaria* (300), *Stachys* (300), *Nepeta* (250), *Vitex* (250), *Teucrium* (200), *Premna* (200) e *Callicarpa* (140). Um grande número de gêneros ocorre nos Estados Unidos e/ou no Canadá. Gêneros dignos de menção (além dos supracitados) são *Agastache, Ajuga, Collinsonia, Dicerandra, Dracocephalum, Glechoma, Hedeoma, Hyssopus, Lamium, Leonurus, Lycopus, Marrubium, Mentha, Monarda, Physostegia, Piloblephis, Prunella, Pycnanthemum, Pycnostachys, Satureja* e *Trichostema.*

Importância econômica e produtos: a família contém muitas espécies de importância econômica, seja pela presença de óleos essenciais ou pela utilização como especiarias, incluindo *Mentha* (menta), *Lavandula* (lavanda), *Marrubium, Nepeta, Ocimum, Origanum* (orégano), *Rosmarinus, Salvia* (sálvia), *Satureja* e *Thymus*. As túberas de algumas espécies de *Stachys* são comestíveis. *Tectona* (teca) é uma árvore importante como fonte de madeira. Muitos gêneros são cultivados como ornamentais, incluindo *Ajuga, Callicarpa, Clerodendrum, Plectranthus* (coleus), *Holmskioldia, Leonotis, Monarda, Pycnanthemum, Salvia, Scutellaria* e *Vitex* (tarumã).

Discussão: Lamiaceae (ou Labiatae), como aqui delimitada, é considerada monofilética com base nos óvulos lateralmente inseridos e em seqüências de *rbcL* e *ndhF* (Cantino 1992a,b; Cantino et al. 1992; Junell 1934; Olmstead et al. 1993; Wagstaff e Olmstead 1996; Wagstaff et al. 1998). As relações filogenéticas dentro de Lamiales sustentam esta circunscrição ampla da família, abrangendo muitos gêneros tradicionalmente incluídos em Verbenaceae (ver a discussão em Verbenaceae, para uma lista dos caracteres mais úteis na separação das duas famílias). O ovário em Lamiaceae varia de arredondado a profundamente 4-lobado (vs. arredondado a moderadamente 4-lobado em Verbenaceae), e o estilete pode ser de terminal a ginobásico (vs. consistentemente terminal em Verbenaceae). A maioria dos sistematas restringiram Lamiaceae para aqueles *taxa* com estiletes mais ou menos ginobásicos, uma circunscrição que resulta em um grupo polifilético, pois estiletes ginobásicos evoluíram mais de uma vez no grupo.

Muitos grupos monofiléticos podem ser identificados em Lamiaceae (Cantino 1992a,b; Cantino et al. 1997; Wagstaff e Olmstead 1996; Wagstaff et al. 1998). Ajugoideae (ou Teucrioideae) é considerada monofilética com base na presença de drupas com quatro caroços, estiletes não-persistentes e grãos de pólen com colunas granulares a ramificadas na exina. Esse clado inclui *Clerodendrum, Teucrium, Trichostema, Ajuga* e *taxa*

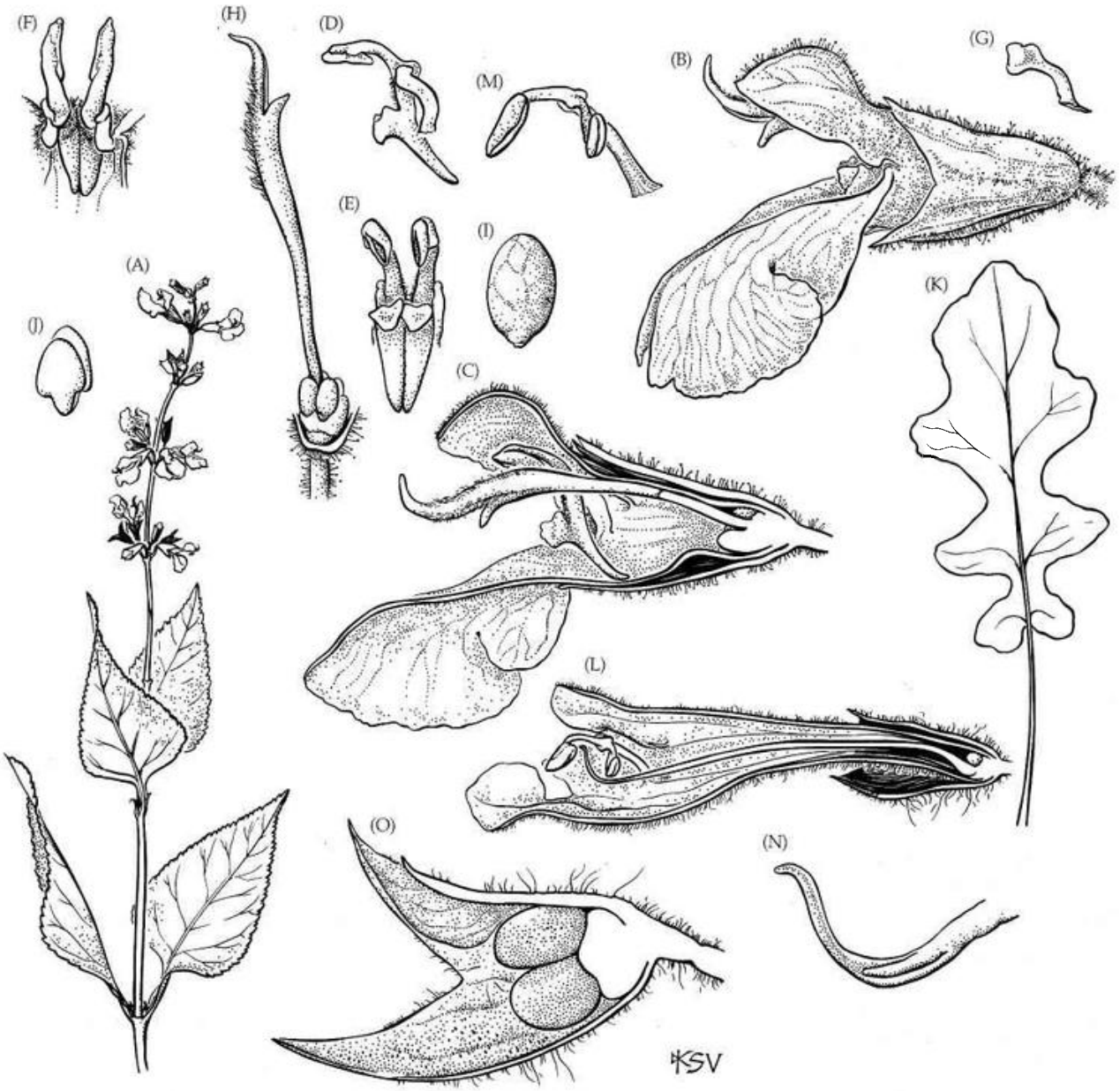


FIGURA 9.130 Lamiaceae (Labiatae). (A-J) *Salvia urticifolia*: (A) planta florida; observe as cimas reduzidas formando inflorescência falsamente verticilada (× 0,5); (B) flor em vista lateral (× 5); (C) flor em secção longitudinal (× 5); (D) estame em vista lateral, mostrando meia antera fértil e meia antera estéril (× 5); (E) estames em vista adaxial (× 5); (F) estames como vistos de cima e abaxialmente (× 5); (G) estaminódio (× 15); (H) gineceu, observe o estilete ginobásico, ovário lobado e disco nectarífero (× 5); (I) núcula (× 10); (J) embrião (× 10). (K-O). *S. lyrata:* (K) folha basal (× 1); (L) flor em secção longitudinal (× 5); (M) estame fértil, com ambas as metades da antera produzindo pólen (× 10); (N) ápice do estilete com ramos desiguais (muito aumentado); (O) cálice em secção longitudinal, com duas (de quatro) núculas quase maduras (× 10). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 97.)

afins. *Scutellaria, Holmskioldia* e *taxa* afins constituem Scutellarioideae, um grupo com cálice arredondado e núculas com excrescências tuberculadas ou plumosas. Lamioideae e Nepetoideae constituem um grupo monofilético, e ambas apresentam estiletes completamente ginobásicos (Cantino 1992a). Análises de seqüências de *rbcL* e *ndhF*, no entanto, situam Lamioideae em um clado junto com Scutellarioideae e Ajugoideae e indicam Nepetoideae como o grupo-irmão ou de "Chloanthoideae" ou de *Callicarpa* (Wagstaff e Olmstead 1996; Wagstaff et al. 1998). A monofilia de Nepetoideae, que inclui *Glechoma, Dicerandra, Hyptis, Lycopus, Melissa, Mentha, Monarda, Nepeta, Ocimum, Origanum, Plectranthus, Prunella, Pycnanthemum, Pycnostachys, Salvia, Satureja, Lavandula, Thymus* e *Basilicum*, é sustentada pela presença de pólen he-

xacolpado e por seqüências de DNA. As outras subfamílias retiveram o pólen tricolpado. Nepetoideae também carece de endosperma e de iridóides e apresenta um conteúdo de terpenóides muito voláteis. A monofilia de Lamioideae, que inclui *Lamium, Prasium, Galeopsis, Leonotis, Physostegia, Marrubium, Pogostemon* e *Stachys*, é fortemente sustentada por caracteres de DNA. *Gmelina, Callicarpa, Vitex* (Prancha 9.21K), *Premna, Cornutia* e *taxa* afins são geralmente incluídos na polifilética "Viticoideae". *Tectona* e *taxa* afins apresentam pêlos ramificados e têm sido incluídos em "Chloanthoideae", um grupo que aparentemente também é polifilético.

As vistosas flores de Lamiaceae são polinizadas por abelhas, vespas, borboletas, mariposas, moscas e aves. O lábio superior da corola bilabiada geralmente é arqueado e protege estames e gineceu, enquanto o lábio inferior fornece uma plataforma de pouso e freqüentemente é muito vistoso (Prancha 9.21O). O polinizador suja seu dorso ou peças bucais com pólen enquanto acessa as flores à procura de néctar. Em *Ocimum* e *taxa* afins, no entanto, os estames estão situados próximos do lábio inferior e depositam o pólen na região ventral do polinizador. Os estames de *Salvia* são muito modificados, o conectivo é expandido e apresenta formato de alavanca. Muitas espécies são protândricas e a polinização cruzada é comum. Muitas espécies de *Lamium* apresentam flores cleistógamas. Espécies com frutos drupáceos são dispersas por aves ou mamíferos. As núculas de muitas espécies são chacoalhadas e dispersas por ação do vento. Núculas também podem ser ingeridas por aves ou dispersas pela água.

Referências adicionais: Abu-Asab and Cantino 1989; Cantino 1990; Cantino and Sanders 1986; Harley et al. 2004; Huck 1992.

Campanulídeas (Euasterídeas II)

Aquifoliales

Aquifoliaceae Bercht. & J. Presl
(Família da erva-mate)

Árvores ou arbustos, casca ± lisa; às vezes com alcalóides como a cafeína. Pêlos simples. *Folhas alternas e espiraladas, simples,* inteiras a serreadas, os dentes providos de ápices decíduos, glandulares a espinhosos; com venação peninérvea; **estípulas diminutas.** Inflorescências determinadas, axilares, mas às vezes reduzidas a uma flor solitária. *Flores geralmente unissexuais (plantas dióicas), radiais.* Sépalas geralmente 4-6, ligeiramente conatas. *Pétalas geralmente 4-6, em geral ligeiramente conatas,* imbricadas. *Estames geralmente 4-6 e ligeiramente adnatos à base da corola;* grãos de pólen 3-4-colporados ou porados; estaminódios conspícuos nas flores carpeladas. Carpelos geralmente 4-6, conatos; ovário súpero, com placentação axial; **estilete muito curto ou ausente;** *estigma capitado, discóide ou ligeiramente lobado;* pistilódio geralmente conspícuo nas flores estaminadas. Óvulos geralmente 1 por lóculo, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Nectários ausentes ou néctar secretado por excrescências papilosas na superfície adaxial das pétalas. *Fruto drupa colorida* (vermelho, alaranjado, púrpuro, preto ou róseo) (Prancha 9.22G) **com uma larga região estigmática e geralmente provido de 4-6 caroços** (Figura 9.131).

Fórmula floral:

Flor estaminada: *, K(4–6), C(4–6), A4–6, G(4–6)•

Flor carpelada: *, K(4–6), C(4–6), A4–6•, G(4–6); drupa (com muitos caroços)

Distribuição e ecologia: família amplamente distribuída, porém especialmente diversa em regiões tropicais montanas; característica de solos ácidos.

Gênero/espécies: 1 (*Ilex*)/400.

Importância econômica e produtos: numerosas espécies de *Ilex* são cultivadas como ornamentais, seja pela folhagem ou pelos frutos coloridos. As folhas de *Ilex paraguariensis* são a fonte da erva-mate, uma bebida com alto teor de cafeína. As folhas de *I. vomitoria*, também ricas em cafeína, eram utilizadas por indígenas do sudeste dos Estados Unidos para fazer uma bebida estimulante. A madeira de *Ilex* é de boa qualidade, sendo apreciada em decorações de interiores.

Discussão: as relações filogenéticas dentro de *Ilex* são obscuras, mas está claro que o reconhecimento de *Nemopanthus* (com base nas pétalas finas e livres) tornaria *Ilex* parafilético (Gottlieb et al. 2005; Powell et al. 2000). Aquifoliaceae provavelmente é mais próximo de Helwingiaceae (*Helwingia*), um grupo de arbustos com folhas alternas e espiraladas, com venação peninérvea e inflorescências epifilas (Soltis et al. 2000; Albach et al. 2001a,b), e, possivelmente, também com Phyllonomaceae (*Phyllonoma*), outro grupo com flores epifilas (Bremer et al. 2002).

As flores de *Ilex* são visitadas por diversos insetos, especialmente abelhas. A polinização cruzada é característica, devido à presença de dioicia (Prancha 9.22D). Algumas espécies devem ser pelo menos parcialmente polinizadas pelo vento. As drupas são dispersas por aves. O diminuto embrião amadurece após a dispersão; a germinação é muito lenta, requerendo de 1 a 3 anos.

Referências adicionais: Brizicky 1964a; Olmstead et al. 1993.

Apiales

Está claro que Apiales pertence ao clado das asterídeas-núcleo, como indicado pelos óvulos com um único tegumento e megasporângio de paredes geralmente finas, pelas corolas gamopétalas (evidentes em muitas Pittosporaceae), pelos estames em um único verticilo (Judd et al. 1994; Judd 1996) e pelos caracteres de DNA (Downie e Palmer 1992; Källersjö et al. 1998; Olmstead et al. 1992a, 1993, 2000a; Plunkett et al. 1996a,b; Soltis et al. 2005). A ordem é monofilética e proximamente relacionada com Dipsacales e Asterales (Hilu et al.

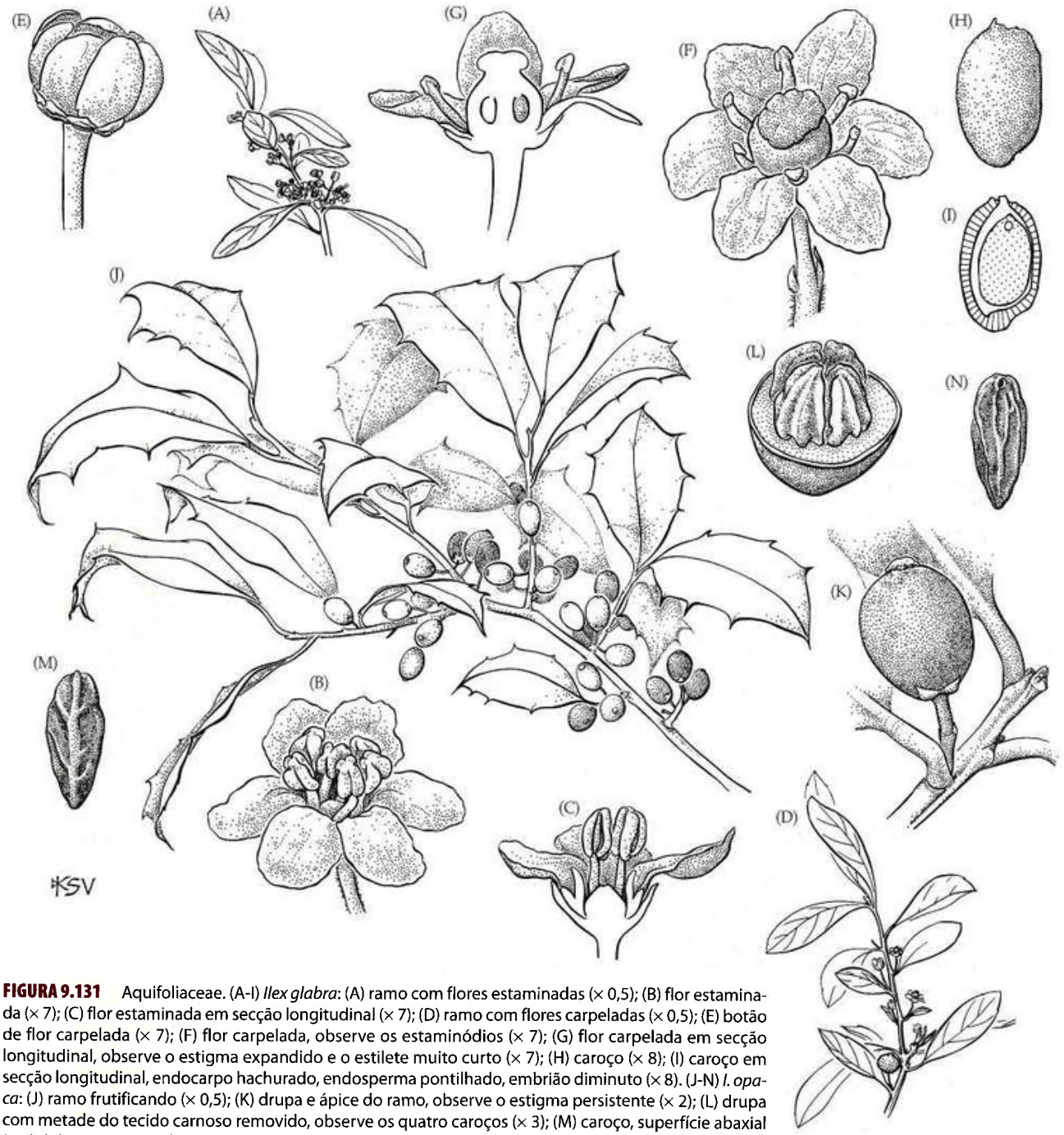


FIGURA 9.131 Aquifoliaceae. (A-I) *Ilex glabra*: (A) ramo com flores estaminadas (× 0,5); (B) flor estaminada (× 7); (C) flor estaminada em secção longitudinal (× 7); (D) ramo com flores carpeladas (× 0,5); (E) botão de flor carpelada (× 7); (F) flor carpelada, observe os estaminódios (× 7); (G) flor carpelada em secção longitudinal, observe o estigma expandido e o estilete muito curto (× 7); (H) caroço (× 8); (I) caroço em secção longitudinal, endocarpo hachurado, endosperma pontilhado, embrião diminuto (× 8). (J-N) *I. opaca*: (J) ramo frutificando (× 0,5); (K) drupa e ápice do ramo, observe o estigma persistente (× 2); (L) drupa com metade do tecido carnoso removido, observe os quatro caroços (× 3); (M) caroço, superfície abaxial (× 3); (N) caroço, superfície adaxial (× 3). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 67.)

2003; Olmstead et al. 2000a; Soltis et al. 2000, 2005). Potenciais sinapomorfias morfológicas para Apiales incluem os lobos da corola bem desenvolvidos, os estames livres ou quase livres da corola e a presença de apenas um ou dois óvulos por carpelo. Salientamos que alguns integrantes de todos esses grupos apresentam poliacetilenos. A ordem compõe-se de 7 famílias e cerca 3.780 espécies; as principais famílias são **Apiaceae**, **Araliaceae** e Pittosporaceae.

Apiaceae Lindley
(= Umbelliferae A. L. de Jussieu)
(Família do aipo e da cenoura)

Geralmente ervas, aromáticas; *caules geralmente ocos na região internodal; com canais secretores contendo óleos aromáticos e resinas, saponinas triterpenóides, cumarinas, poliacetilenos de falcarinona, monoterpenos e sesquiterpenos,* com umbeliferosa (um

(A)

Apiales: Araliaceae
Didymopanax tremulum: ramo com frutos

(B)

Apiales: Apiaceae
Oxypolis filiformis var. *filiformis*: flores

(C)

Apiales: Apiaceae
Anethum graveolens, Foeniculum vulgare
Cuminum cyminum, Apium graveolens: frutos

(D)

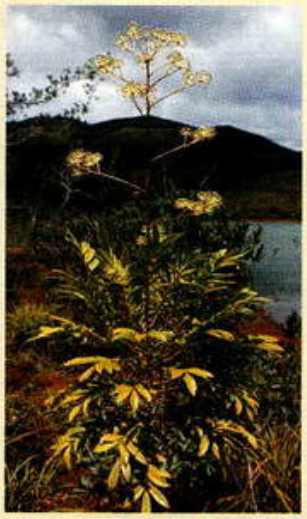
Aquifoliales: Aquifoliaceae
Ilex glabra: flor estaminada

I. glabra: flor carpelada

(E)

Apiales: Apiaceae
Cicuta maculata: inflorescência

(F)



Apiales: Myodocarpaceae
Myodocarpus fraxinifolius: planta florida

(G)

Aquifoliales: Aquifoliaceae
Ilex cassine: ramo em fruto

(H)

Apiales: Araliaceae
Hydrocotyle umbellata: planta florida

PRANCHA 9.22 Eudicotiledôneas: Aquifoliales e Apiales

Chave para as Principais Famílias de Apiales

1. Ovário súpero, com muitos óvulos e placentação geralmente parietal, estilopódio ausente; células da testa com uma depressão central que se desenvolve no meio de uma projeção; inflorescências não umbeladas . . . . . Pittosporaceae
1. Ovário ínfero, com um único óvulo por lóculo e placentação geralmente axial, presença de estilopódio; células da testa não como acima; inflorescências geralmente umbeladas ou compostas de unidades umbeladas 2
2. Geralmente ervas; estípulas ± ausentes; ovário 2-carpelado, desenvolvendo-se em um esquizocarpo, geralmente com cavidades oleíferas e carpóforo . . . . . **Apiaceae**
2. Geralmente árvores ou arbustos; presença de estípulas; ovário 2-5-carpelado, geralmente desenvolvendo-se em uma baga ou drupa globosa (sem cavidades oleíferas nem carpóforo) . . . . . **Araliaceae**

trissacarídeo) como produto de reserva de carboidratos. Pêlos diversos. *Folhas alternas e espiraladas, compostas pinadas ou palmadas a simples, neste caso com freqüência profundamente divididas ou lobadas,* inteiras a serreadas, com venação peninérvea a palmada; pecíolos ± invaginantes; *estípulas geralmente ausentes. Inflorescências* determinadas, *formando umbelas simples ou compostas,* às vezes condensadas em glomérulo, ocasionalmente racemos ou panículas de umbelas, com freqüência subtendidas por um invólucro de brácteas, terminais. *Flores* geralmente bissexuais, em geral radiais, *pequenas. Sépalas geralmente 5, livres, muito reduzidas. Pétalas geralmente 5, livres,* mas desenvolvendo-se a partir de um primórdio em forma de anel, **geralmente inflexas**, imbricadas a valvadas. *Estames 5;* filetes livres; grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos 2 conatos; ovário ínfero,* geralmente com placentação axial; *estiletes ± engrossados na base, formando uma estrutura secretora de néctar (estilopódio) no ápice do ovário;* estigmas 2, diminutos, capitados a truncados ou alongados. Óvulos 2 por lóculo, mas apenas 1 fértil, com 1 tegumento e um megasporângio de paredes finas ou, menos freqüentemente, espessadas. *Fruto esquizocarpo, os 2 segmentos secos (mericarpos)* geralmente **sobre um pedúnculo central inteiro a fortemente bifurcado (carpóforo);** *canais oleíferos globulares a alongados (vittae) presentes na parede do fruto;* superfície do fruto lisa ou costada, às vezes coberto com pêlos, escamas ou pêlos rígidos, às vezes achatado ou alado; endosperma com ácido petroselênico (Figura 9.132).

Fórmula floral: *, K5, C5, A5, $G\underline{\underline{(2)}}$; esquizocarpo

Distribuição: família amplamente distribuída, de regiões tropicais a temperadas.

Gêneros/espécies: 434/3.780. ***Principais gêneros:*** *Eryngium* (230 spp.), *Ferula* (150), *Peucedanum* (150), *Pimpinella* (150), *Bupleurum* (100), *Lomatium* (60), *Heracleum* (60), *Angelica* (50), *Sanicula* (40) e *Chaerophyllum* (40). Alguns dos numerosos gêneros que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Angelica, Apium, Carum, Centella, Chaerophyllum, Cicuta, Conioselinum, Daucus, Eryngium, Heracleum, Ligusticum, Lomatium, Osmorhiza, Oxypolis, Pastinaca, Ptilimnium, Sanicula, Sium, Spermolepis, Thaspium, Torilis* e *Zizia.*

Importância econômica e produtos: Apiaceae contém muitas espécies alimentícias e muitas especiarias: *Anethum* (anis), *Apium* (aipo), *Carum, Coriandrum, Cuminum* (cominho), *Daucus* (cenoura), *Foeniculum* (funcho), *Pastinaca, Petroselinum* e *Pimpinella* (anis). No entanto, muitas são extremamente venenosas, tais como *Conium* e *Cicuta* (cicuta, que, segundo a tradição, Sócrates bebeu para suicidar-se).

Discussão: a monofilia de Apiaceae (Umbelliferae) é sustentada por seqüências de DNA (Chandler e Plunkett 2004; Olmstead et al. 1993; Plunkett et al. 1996a,b, 1997, 2004). Apiaceae é mais próxima de Araliaceae, Pittosporaceae e Myodocarpaceae, e tais famílias, junto com outras três famílias pequenas, constituem Apiales (Albach et al. 2001a,b; Judd e Olmstead 2004; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000, 2005). Potenciais sinapomorfias de Apiaceae, Araliaceae, Myodocarpaceae e Pittosporaceae incluem os característicos canais de óleos essenciais/resinas associados com os tecidos de condução, um arranjo característico das raízes laterais, a presença de poliacetilenos de falcarinona, a presença de embrião diminuto e de folhas reduzidas, semelhantes com brácteas na base dos ramos. Possíveis sinapomorfias de Apiaceae, Myodocarpaceae e Araliaceae seriam a presença de ácido petroselênico nas sementes, umbeliferosa como carboidrato de reserva, inflorescências umbeladas e flores providas de estilopódio (Hegnauer 1971).

Apiaceae é aqui circunscrita de modo ± restrito, incluindo as espécies herbáceas 2-carpeladas, com esquizocarpos dorsalmente achatados, carpóforo e canais oleíferos (*vittae*). Espécies lenhosas, 2-5-carpeladas, com drupas globosas (Prancha 9.22A) e sem cavidades oleíferas são geralmente incluídas em outra família, Araliaceae, embora alguns sistematas (Judd et al. 1994; Thorne 1973b) tenham combinado os dois clados em uma única família, amplamente circunscrita. Embora muitos integrantes de Araliaceae e Apiaceae sejam diferentes, os caracteres utilizados para separá-los são muito homoplásicos (Plunkett et al. 1996a,b), e os gêneros *Myodo-*

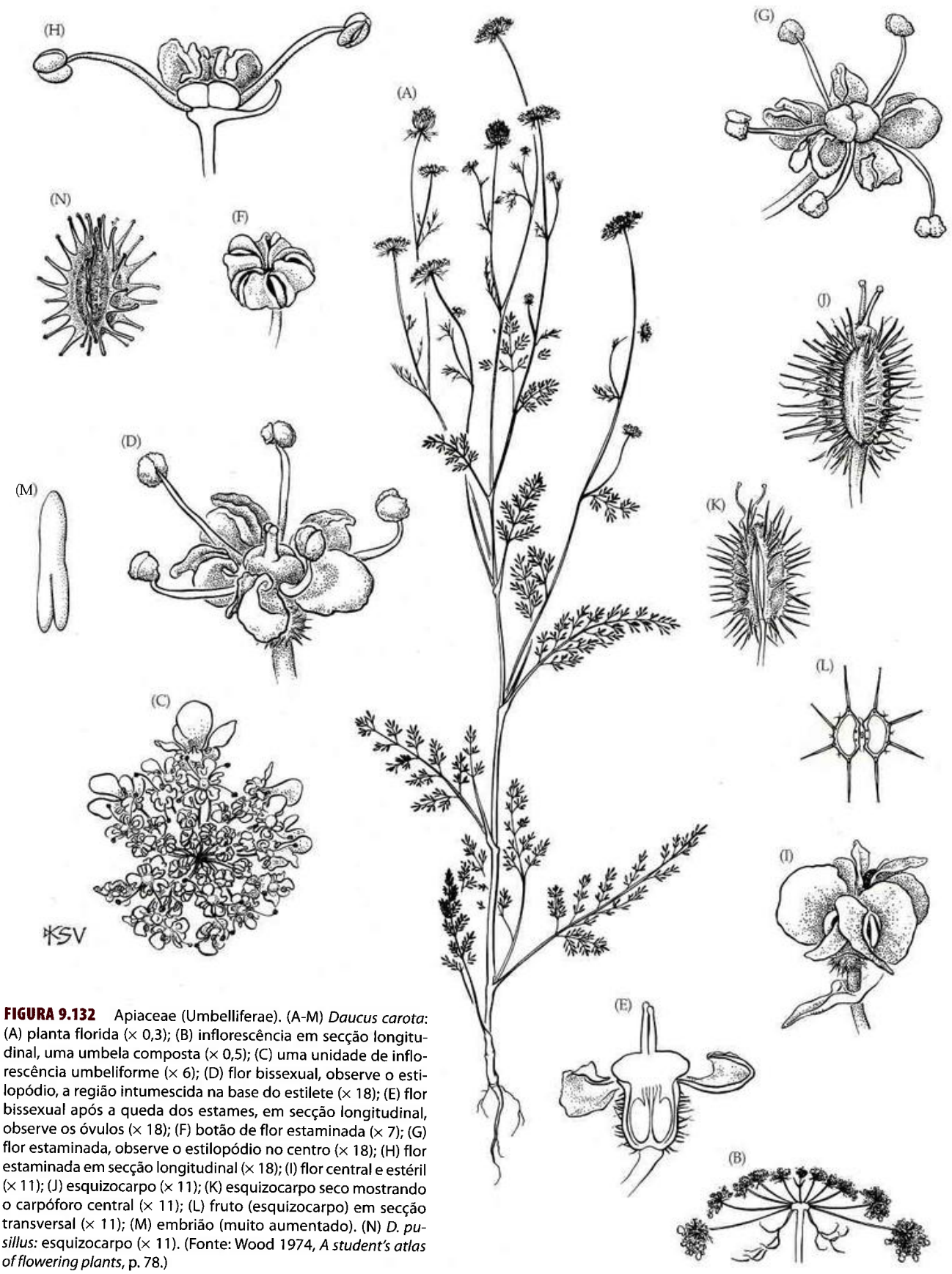


FIGURA 9.132 Apiaceae (Umbelliferae). (A-M) *Daucus carota*: (A) planta florida (× 0,3); (B) inflorescência em secção longitudinal, uma umbela composta (× 0,5); (C) uma unidade de inflorescência umbeliforme (× 6); (D) flor bissexual, observe o estilopódio, a região intumescida na base do estilete (× 18); (E) flor bissexual após a queda dos estames, em secção longitudinal, observe os óvulos (× 18); (F) botão de flor estaminada (× 7); (G) flor estaminada, observe o estilopódio no centro (× 18); (H) flor estaminada em secção longitudinal (× 18); (I) flor central e estéril (× 11); (J) esquizocarpo (× 11); (K) esquizocarpo seco mostrando o carpóforo central (× 11); (L) fruto (esquizocarpo) em secção transversal (× 11); (M) embrião (muito aumentado). (N) *D. pusillus:* esquizocarpo (× 11). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 78.)

carpus e *Delarbrea* são particularmente problemáticos. Estes dois gêneros (incluídos na família Myodocarpaceae) devem representar os remanescentes de um complexo basal e são caracterizados pelo hábito lenhoso, folhas com estípulas e frutos 2-carpelares e esquizocárpicos. O hábito herbáceo e as folhas compostas sem dúvida evoluíram muitas vezes dentro das linhagens derivadas de Apiales.

Muitos clados podem ser delimitados em Apiaceae, mas alguns são de difícil caracterização devido à falta de sinapomorfias morfológicas não-ambíguas. Saniculoideae (p. ex., *Sanicula* e *Eryngium*) apresenta estilopódio separado do estilete por um sulco estreito. Apioideae (p. ex., *Coriandrum, Angelica, Apium, Chaerophyllum, Cicuta, Daucus* e *Spermolepis*) apresenta umbelas compostas e frutos esquizocárpicos providos de um carpóforo mais ou menos bifurcado (ver Downie et al. 1998, 2000). Saniculoideae + Apioideae constituem um clado sustentado pelo hábito herbáceo, pela ausência de estípulas, pela presença de canais oleíferos alongados (*vittae*) no fruto e por seqüências de DNA. Gêneros como *Mackinlaya* e *Centella* são anômalos, isto é, *Mackinlaya* é lenhoso e apresenta muitos caracteres semelhantes aos de Araliaceae, enquanto *Centella* (que é filogeneticamente próximo) é herbáceo e apresenta frutos esquizocárpicos; ambos os gêneros apresentam estípulas e endocarpos bem desenvolvidos e ambos carecem de *vittae* (canais oleíferos) nos frutos. Esses gêneros são incluídos em Apiaceae com base em resultados obtidos com seqüências de DNA, mas são basais em relação à Saniculoideae + Apioideae.

Gêneros tradicionalmente incluídos em "Hydrocotyloideae" (tais como *Centella* e *Hydrocotyle*) não constituem um clado; alguns, como *Centella*, apresentam afinidades com Apiaceae, e outros, como *Hydrocotile*, com Araliaceae (Plunkett et al. 1996a,b, 1997, 2004).

As flores de Apiaceae são geralmente verdes e tipicamente congestas e são polinizadas por uma ampla gama de moscas, coleópteros, abelhas e mariposas à procura de néctar. A polinização cruzada é favorecida pela presença de protandria. Os frutos secos e esquizocárpicos geralmente são dispersos pelo vento. Os segmentos dos frutos de gêneros como *Daucus* estão cobertos por aristas, o que promove o transporte externo por animais.

Referências adicionais: Baumann 1946; Constance 1971; Erbar 1991; Erbar and Leins 1988; Graham 1966; Hegnauer 1971; Jackson 1933; Kårehed 2003; Plunkett and Downie 1999; Sun et al. 2004.

Araliaceae A. L. de Jussieu
(Família do ginseng)

Arbustos, lianas, árvores, ou ocasionalmente ervas, *aromáticas; com canais secretores contendo óleos aromáticos e resinas, saponinas triterpenóides, cumarinas, poliacetilenos de falcarinona, monoterpenos e sesquiterpenos;* com umbeliferosa (um trissacarídeo) como principal carboidrato de reserva. Pêlos diversos, às vezes dendríticos. *Folhas alternas e espiraladas, compostas pinadas ou palmadas a simples e então às vezes partidas ou lobadas,* inteiras a serreadas, com venação peninérvea a palmada; pecíolos ± invaginantes; *estípulas geralmente presentes.* Inflorescências determinadas, *formando umbelas simples, e estas geralmente arranjadas em racemos, espigas ou panículas. Flores* geralmente bissexuais, mas às vezes unissexuais (e então plantas monóicas a dióicas), em geral radiais, *pequenas. Sépalas geralmente 5, livres, muito reduzidas. Pétalas geralmente 5, ocasionalmente mais, livres,* mas desenvolvendo-se a partir de um primórdio em forma de anel, às vezes claramente conatas, imbricadas a valvadas. *Estames 5,* mas ocasionalmente numerosos; filetes livres; grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos geralmente 2-5,* ocasionalmente numerosos, *conatos; ovário ínfero,* em geral com placentação axial; *estiletes ± engrossados na base, formando uma estrutura secretora de néctar (estilopódio) no ápice do ovário;* estigmas geralmente 2-5, diminutos, capitados a truncados ou alongados. Óvulos 2 por lóculo, mas apenas 1 fértil, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina a, menos freqüentemente, espessadas. *Fruto baga ou drupa globosa com 2-5 caroços,* raramente um esquizocarpo drupáceo; endosperma com ácido petroselênico (Figura 9.133).

Fórmula floral:

*, K5, C(5), A5, $\underline{G(2–5)}$ baga, drupa, esquizocarpo drupáceo

Distribuição: família amplamente distribuída, de regiões temperadas a tropicais.

Gêneros/espécies: 43/1.450. ***Principais gêneros:*** *Schefflera* (600 spp.), *Polyscias* (200), *Oreopanax* (90), *Hydrocotyle* (80) e *Aralia* (68). Nos Estados Unidos e/ou no Canadá ocorrem *Aralia, Hydrocotyle e Panax.*

Importância econômica e produtos: *Panax quinquefolia, P. ginseng* (ginseng) e várias espécies de *Aralia* têm importância medicinal. Alguns gêneros são cultivados como ornamentais, incluindo *Hedera* (hera) e *Schefflera.*

Discussão: a monofilia de Araliaceae é sustentada por seqüências de DNA (Chandler e Plunkett 2004; Plunkett et al. 1996a,b, 1997, 2004); a família é mais próxima de Apiaceae, Myodocarpaceae e Pittosporaceae (como comentado em Apiaceae). Araliaceae é aqui reconhecida com uma delimitação ligeiramente diferente da tradicional (Cronquist 1981), por exemplo, incluindo *Hydrocotyle* e *taxa* afins (Prancha 9.22H; antes incluídos em Apiaceae), mas excluindo *Myodocarpus* (Prancha 9.22F) e *Delarbrea* (hoje em Myodocarpaceae), *Mackinlaya* e *Stilbocarpa* (hoje em Apiaceae, em posição basal em relação a Apioideae + Saniculoideae). Alguns gêneros são difíceis de distinguir daqueles de Apiaceae, mas o grupo é caracterizado por incluir espécies lenhosas, com folhas providas de estípulas, simples ou compostas, e por apresentar frutos constituídos por 2-5 carpelos, geralmente globosos do tipo baga ou drupa com 2-5 caroços e desprovidos de cavidades oleíferas e carpóforo. Assim, é possível diferenciar a família de Apiaceae, que apresenta plantas herbáceas, desprovidas de estípulas, flores 2-carpeladas e frutos esquizocárpicos.

Muitos clados podem ser diferenciados dentro de Araliaceae, embora alguns sejam de difícil caracterização, e alguns gêneros (p. ex., *Schefflera, Polyscias*) são extremamente

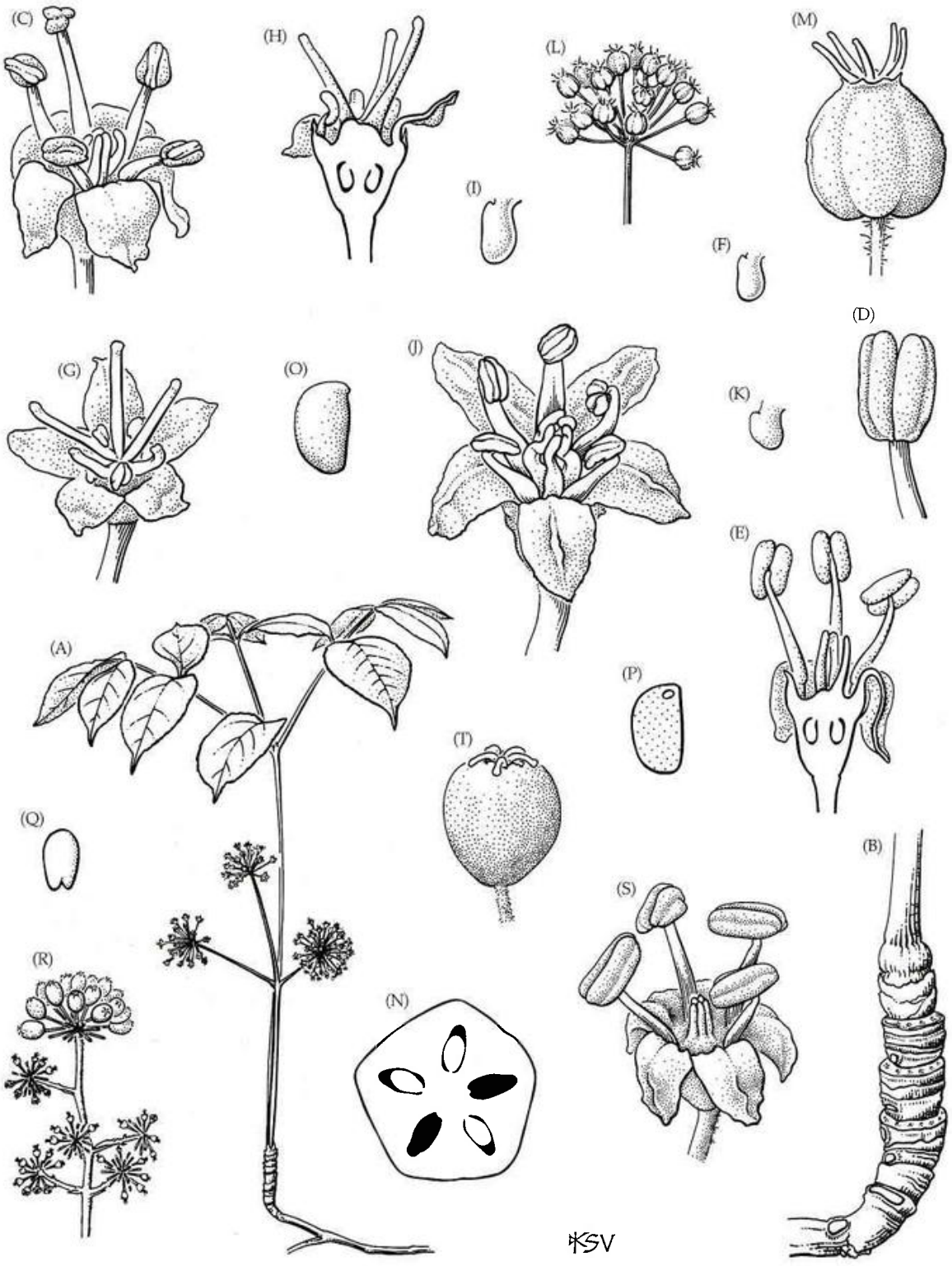


FIGURA 9.133 Araliaceae. (A-Q) *Aralia nudicaulis*: (A) planta florida (× 0,3); (B) ápice do rizoma (× 0,2); (C) flor estaminada (× 8); (D) estame (× 19); (E) flor estaminada em secção longitudinal (× 8); (F) óvulo rudimentar (muito aumentado); (G) flor carpelada (× 8); (H) flor carpelada em secção longitudinal (× 8); (I) óvulo funcional (muito aumentado); (J) flor estaminada (× 8); (K) óvulo não-funcional (muito aumentado); (L) umbela com frutos quase maduros (× 1); (M) fruto quase maduro, observe o ovário ínfero (× 5); (N) fruto em secção transversal (× 5); (O) semente (× 8); (P) semente em secção, endosperma pontilhado (× 8); (Q) embrião (muito aumentado). (R-T) *A. spinosa*: (R) parte da inflorescência (× 0,5); (S) flor (× 8); (T) baga (× 3). (Ilustração inédita originalmente preparada para o projeto Generic Flora of the Southeast U.S.; utilizada com autorização; tratamento de Araliaceae em 1965 *J. Arnold Arbor.* 47: 126-136.)

Chave para as Famílias de Dipsacales

1. Flores ± bilaterais, estilete alongado com estigma capitado; nectário composto de pêlos densamente agregados na superfície interna da corola; pólen espinhoso . . . . . **Caprifoliaceae**
1. Flores radiais, estilete curto com estigma lobado; nectário glandular (no ápice do ovário) ou ausente; pólen não espinhoso . . . . . **Adoxaceae**

não-monofiléticos (Plunkett et al. 2004). *Hydrocotyle* e dois gêneros relacionados (Hydrocotyloideae) devem constituir o grupo-irmão dos demais gêneros (Aralioideae, incluindo *Aralia, Dendropanax, Hedera, Oreopanax, Panax, Polycias, Schefflera, Tetrapanax* e outros).

As flores de Araliaceae freqüentemente são pequenas, densamente agregadas e polinizadas por uma ampla gama de moscas, coleópteros, mariposas e abelhas à procura de néctar. Os frutos drupáceos geralmente são dispersos por aves.

Referências adicionais: Erbar 1991; Erbar and Leins 1988; Graham 1966; Tingshuang et al. 2004; Wen et al. 2001.

Dipsacales

Dipsacales inclui **Caprifoliaceae** e **Adoxaceae**. A monofilia desta ordem é sustentada pela presença de folhas opostas, endosperma celular, anteras com tapete com 3 ou 4 células de espessura e seqüências de nucleotídeos de *ndhF, rbcL, atpB, matK* e 18S (Bell et al. 2001; Bremer et al. 2002; Donoghue 1983a,b; Donoghue et al. 1992, 2001; Hilu et al. 2003; Judd et al. 1994; Olmstead et al. 1993, 2000a, Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000; Albach et al. 2001a,b). As relações filogenéticas dentro de Dipsacales estão resumidas na Figura 9.134.

Caprifoliaceae A. L. de Jussieu
(Família da madressilva)

Ervas, arbustos, arvoretas ou lianas; freqüentemente com glicosídeos fenólicos, iridóides e células secretoras esparsas. Pêlos diversos. *Folhas opostas, simples*, às vezes compostas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea; estípulas ausentes. Inflorescências diversas. **Flores** bissexuais e **zigomorfas.** Sépalas geralmente 5, conatas. *Pétalas geralmente 5,*

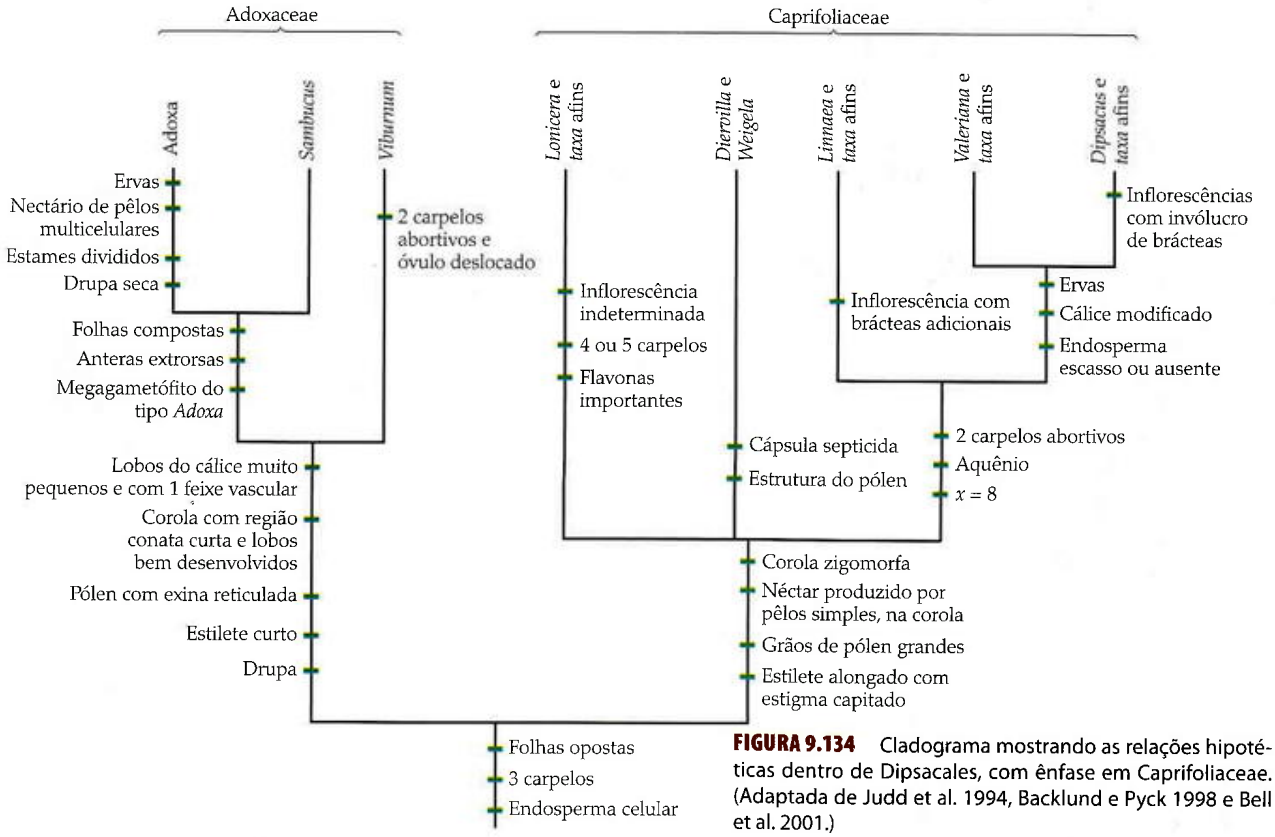


FIGURA 9.134 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dentro de Dipsacales, com ênfase em Caprifoliaceae. (Adaptada de Judd et al. 1994, Backlund e Pyck 1998 e Bell et al. 2001.)

(A)

Dipsacales: Adoxaceae
Sambucus racemosa: ramo com frutos

(B)

Dipsacales: Adoxaceae
Sambucus canadensis: flores

(C)

Dipsacales: Caprifoliaceae
Dipsacus sylvestris: inflorescência

(D)

Dipsacales: Caprifoliaceae
Valeriana scandens: frutos

(E)

Dipsacales: Caprifoliaceae
Lonicera sempervirens: flores

(F)

Dipsacales: Caprifoliaceae
Kolkwitzia amabilis: frutos

(G)

Dipsacales: Adoxaceae
Viburnum sargentii: inflorescências com flores estéreis

PRANCHA 9.23 Eudicotiledôneas: Dipsacales

conatas, freqüentemente com 2 lobos superiores e 3 inferiores ou um único lobo inferior e quatro lobos superiores, os lobos imbricados ou valvados. *Estames (1-) 4 ou 5;* filetes adnatos à corola; **pólen grande, espinhoso,** geralmente tricolporado ou triporado. *Carpelos geralmente 2-5, conatos;* ovário ínfero, com freqüência alongado, com placentação axial, às vezes um único lóculo fértil; **estilete alongado; estigma capitado.** Óvulos 1 a numerosos por lóculo, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. **Néctar produzido por pêlos densamente agrupados na parte inferior do tubo da corola.** Fruto cápsula, baga, drupa ou aquênio; endosperma presente ou ausente (Figura 9.135).

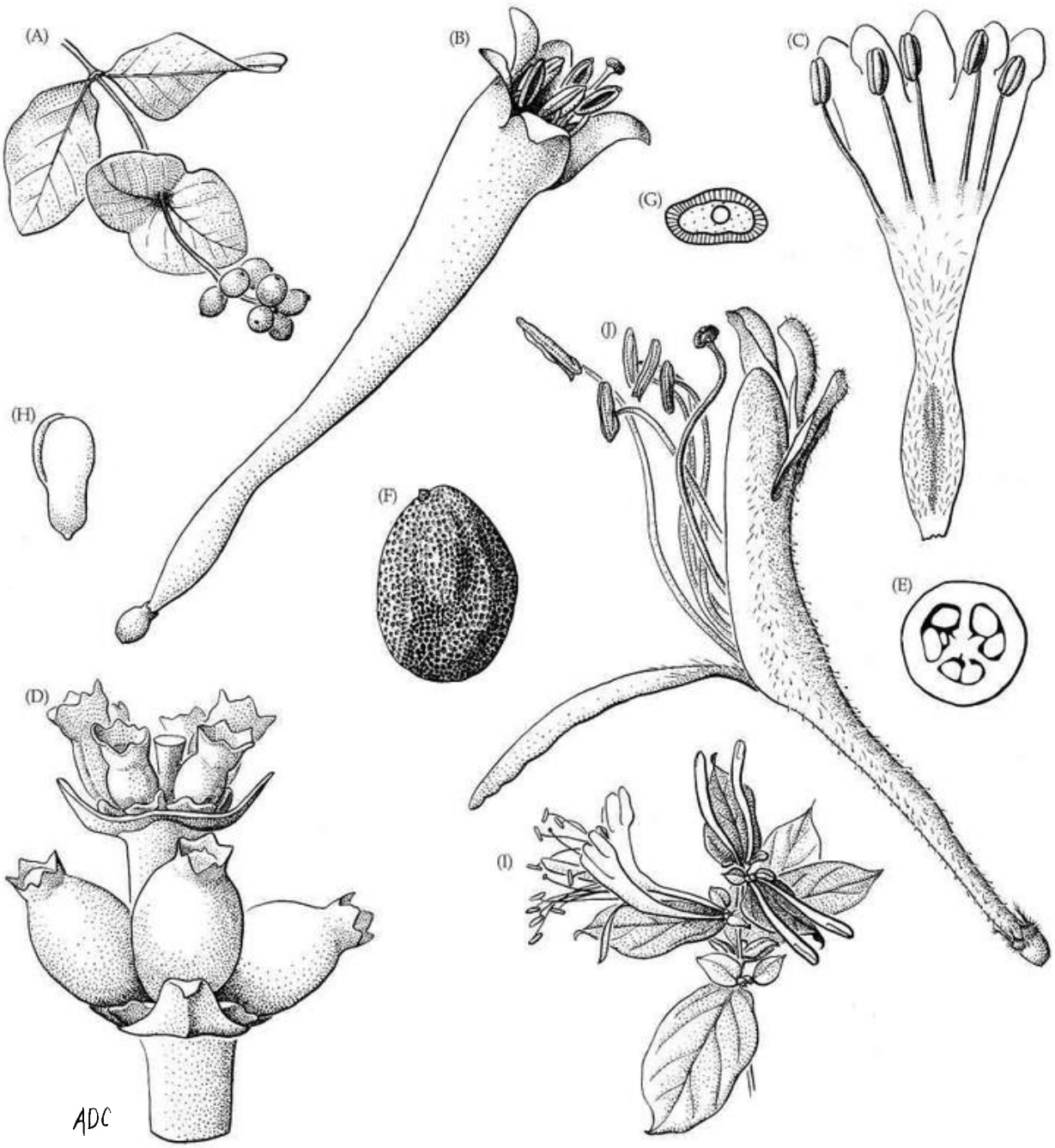


FIGURA 9.135 Caprifoliaceae. (A-H) *Lonicera sempervirens*: (A) ramo frutificando (× 0,75); (B) flor (× 3); (C) corola aberta para mostrar os estames adnatos e a distribuição de pêlos e glândulas nectaríferas (× 2,3); (D) parte da inflorescência, corolas removidas (× 12); (E) ovário em secção transversal (× 15); (F) semente (× 9); (G) semente em secção transversal, testa hachurada, endosperma pontilhado e embrião em branco (× 9); (H) embrião (× 18). (I-J) *L. japonica*: (I) ramo florido (× 0,75); (J) flor (× 3). (Fonte: Ferguson 1966, *J. Arnold Arbor.* 47: p.55.)

Fórmula floral:

X, K(5), C(5), A4–5, $\overline{G(2–5)}$; drupa, baga, cápsula, aquênio

Distribuição: família amplamente distribuída, especialmente em regiões temperadas do Hemisfério Norte.

Gêneros/espécies: 36/810. ***Principais gêneros:*** *Valeriana* (200 spp.), *Lonicera* (150), *Scabiosa* (80) e *Valerianella* (50). Gêneros importantes que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Lonicera, Valeriana, Valerianella, Dipsacus, Linnaea, Symphoricarpos* e *Diervilla.*

Importância econômica e produtos: *Lonicera* (madressilva), *Abelia* (abélia), *Symphoricarpos, Weigela e Kolkwitzia* são cultivados como plantas ornamentais. *Dipsacus* é uma praga agrícola amplamente distribuída.

Discussão: Caprifoliaceae é aqui circunscrita de modo amplo, incluindo Dipsacaceae e Valerianaceae, mas excluindo *Sambucus* e *Viburnum*, que são incluídos em Adoxaceae. Como aqui delimitada, a família é monofilética, conforme indicado por caracteres morfológicos (Judd et al. 1994) e seqüências de *rbcL, atpB, ndhF, trnL-F* e/ou de 18S (Albach et al. 2001a,b; Backlund e Bremer 1998; Backlund e Pyck 1998; Bell et al. 2001; Donoghue et al. 1992, 2001, 2003; Källersjö et al. 1998; Soltis et al. 2001; Zhang et al. 2003). A família é facilmente separada de Adoxaceae (incluindo *Sambucus, Viburnum, Adoxa* e *taxa* afins) pelas flores zigomorfas (vs. radiais) (Prancha 9.23) com estilete alongado (vs. curto), pelo estigma capitado (vs. lobado), pelo pólen com exina espinhosa (vs. reticulada) e pelos nectários compostos por pêlos densamente agregados na superfície interna da parte inferior do tubo da corola (vs. nectários glandulares no ápice do ovário ou ausentes).

O grupo melhor sustentado dentro de Caprifoliaceae é o clado contendo Linnaeeae, uma tribo que inclui *Linnaea, Dipelta, Abelia* e *Kolkwitzia* (Prancha 9.23F), junto com gêneros mais especializados, como *Valeriana* (freqüentemente incluído em Valerianaceae) e *Dipsacus* (freqüentemente incluído em Dipsacaceae; Prancha 9.23C). A monofilia desse clado é sustentada pela redução a um único nectário (acúmulo de pêlos), pela presença de quatro estames ou menos, pelo número cromossômico haplóide 8, pelo aborto de dois dos três carpelos (o que faz com que um carpelo provido de um único óvulo ocupe metade do ovário) e pela presença de fruto do tipo aquênio. Um cálice semelhante a um papus (Prancha 9.23D) e a ausência de endosperma evoluíram em *Valeriana, Dipsacus* e *taxa* afins. Devemos ressaltar que alguns sistematas separam *Valeriana* e *taxa* afins em Valerianaceae, *Dipsacus* e *taxa* afins em Dipsacaceae e os demais integrantes do clado na família Linnaeaceae (Backlund e Pyck 1998).

Diervilla e *Weigela* constituem um grupo monofilético que é sustentado pela presença de cápsulas septicidas e pólen tectado com columelas pouco desenvolvidas; esse clado é ocasionalmente segregado como Diervillaceae (Backlund e Pyck 1998).

Lonicera (Prancha 9.23E), *Symphoricarpos* e *taxa* afins provavelmente constituem um clado que pode ser caracterizado pela presença de inflorescências indeterminadas e gineceu com freqüência 4 ou 5-carpelado; Backlund e Pyck restringem Caprifoliaceae a esse grupo.

As vistosas flores de Caprifoliaceae são polinizadas por diversos insetos (especialmente abelhas e vespas) e aves à procura de néctar. A família apresenta grande diversidade de síndromes de dispersão.

Referência adicional: Ferguson 1966b.

Adoxaceae E. Meyer
(Família do sabugueiro)

Arvoretas, arbustos ou ervas perenes; com glicosídeos cianogênicos e iridóides. Pêlos simples, estrelados, glandulares ou não-glandulares, ou escamas peltadas. *Folhas opostas, simples, compostas trifolioladas a pinadas,* inteiras a variadamente denteadas, às vezes lobadas, com venação palmada ou peninérvea; estípulas ausentes ou presentes, às vezes glandulares. Inflorescências determinadas, com freqüência umbeladas. *Flores bissexuais,* **radiais,** algumas espécies com flores estéreis na periferia da inflorescência. *Sépalas 2-5, conatas,* **reduzidas, com um único traço vascular.** *Pétalas 4-5, conatas, bem desenvolvidas e formando um tubo curto, lobos* imbricados ou valvados. *Estames 5,* às vezes divididos e parecendo 10; filetes adnatos à base da corola; grãos de pólen tricolpados ou tricolporados, de tamanho pequeno a médio, **com exina reticulada.** *Carpelos 3-5, conatos; ovário ínfero a semi-ínfero,* com placentação axial; **estilete(s) curto(s);** *estigma(s) capitado(s).* Óvulos 1 por lóculo, com freqüência apenas 1 funcional, com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. *Néctar produzido por tecido glandular no ápice do ovário (Viburnum),* por acúmulos de pêlos multicelulares em forma de almofada (*Adoxa*), ou ausentes (*Sambucus*). **Fruto drupa** *com 1-5 caroços* (Figura 9.136).

Fórmula floral:

*, K(2-5), C(4-5), A5, G–$\overline{(3-5)}$–, drupa

Distribuição: família amplamente distribuída em regiões temperadas do Hemisfério Norte, estendendo-se, porém, para África, América do Sul, Malésia, Austrália e Nova Zelândia, especialmente em regiões montanhosas.

Gêneros/espécies: 5/245. ***Principais gêneros:*** *Viburnum* (220 spp.) e *Sambucus* (20). A família é representada nos Estados Unidos e no Canadá por *Viburnum, Sambucus* e *Adoxa.*

Importância econômica e produtos: muitas espécies de *Viburnum* e *Sambucus* (sabugueiro) são cultivadas como ornamentais, e os frutos ocasionalmente são utilizados no preparo de geléias e licores. Muitas espécies apresentam importância medicinal.

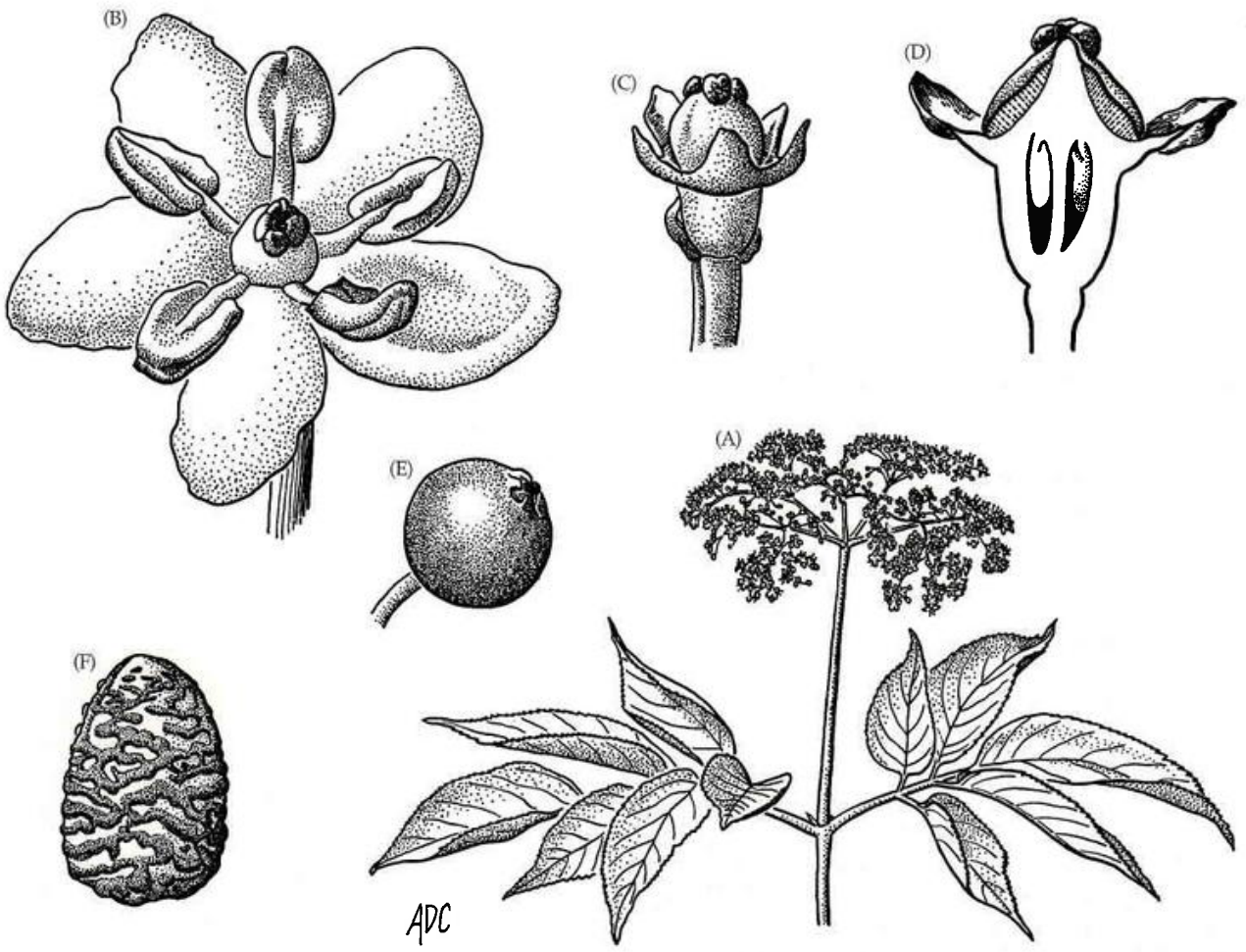


FIGURA 9.136 Adoxaceae. *Sambucus canadensis*: (A) ramo florido (× 0,4); (B) flor (× 9,6); (C) flor com corola e estames removidos para mostrar as bractéolas e lobos do cálice (× 9,6); (D) secção longitudinal da flor, estames e corola removidos para mostrar o óvulo pêndulo e solitário em cada lóculo (× 16); (E) fruto (× 4,8); (F) caroço (× 14,7). (Fonte: Ferguson 1966, *J. Arnold Arbor.* 47: p. 38.)

Discussão: a monofilia de Adoxaceae é sustentada tanto por caracteres morfológicos quanto por seqüências de DNA (*rbcL* e ITS) (Donoghue et al. 1992, 2001; Eriksson e Donoghue 1997; Judd et al. 1994). *Viburnum* (Opuloideae) é o grupo-irmão de *Sambucus* + *Adoxa* e *taxa* afins (Adoxoideae). Este último grupo apresenta folhas compostas, perfurações simples nos elementos de vaso, anteras extrorsas e megagametófito com desenvolvimento do tipo *Adoxa* (isto é, desenvolvendo-se a partir de quatro megásporos, e 8-nucleado na maturidade). A monofilia do grande e diverso gênero *Viburnum* é sustentada por um desenvolvimento incomum do gineceu, no qual dois carpelos são abortivos e o único óvulo funcional é deslocado, desenvolvendo-se em um dos lóculos estéreis. *Adoxa*, bem como os gêneros próximos *Tetradoxa* e *Sinadoxa*, são especialmente característicos e facilmente diferenciados de *Sambucus* pelo hábito herbáceo, pelo nectário de pêlos multicelulares, pelos estames divididos e pelas drupas secas (todos sinapomorfias). As sinapomorfias morfológicas para *Sambucus* são incertas, no entanto a pequena abertura da parte apical do endocarpo é característica e deve ser sinapomórfica; a produção de sambunigrina (um glicosídeo cianogênico) pode também ser uma sinapomorfia. A ausência de nectários no gênero tem sido sugerida como uma condição derivada, mas também pode representar a condição ancestral em Dipsacales.

Resulta notável que ervas rizomatosas tenham evoluído três vezes dentro de Adoxaceae: em *Sambucus ebulus*, *S. adnata* e *taxa* afins, em *S. gaudichaudiana* e no clado formado por *Adoxa*, *Tetradoxa* e *Sinadoxa*. As espécies com frutos vermelhos, por exemplo, *S. pubens* e *S. racemosa* (Prancha 9.23A), formam um grupo monofilético e derivado. Frutos vermelhos evoluíram independentemente em *Viburnum* e *Sambucus*.

As flores, embora pequenas, são apresentadas em grupos vistosos (Prancha 9.23B,G) e atraem diversos insetos, especialmente abelhas, vespas e moscas. As drupas geralmente azuis a vermelhas são dispersas por aves.

Referências adicionais: Donoghue 1980,1981,1983a,b, 1985; Ferguson 1966; Wilkinson 1948; Winkworth and Donoghue 2005.

Chave para as Principais Famílias de Asterales

1. Estames 2, extrorsos e adnatos ao estilete através dos filetes que formam uma coluna . . . . . Stylidiaceae
1. Estames 5, introrsos, filetes não adnatos ao estilete (embora as anteras com freqüência estejam proximamente associadas com o estilete 2
2. Ovário unilocular, com óvulo apical ou basal; flores densamente agrupadas em capítulos rodeados por brácteas involucrais 3
2. Ovário multilocular com placentação axial ou unilocular com placentação parietal; flores geralmente não em capítulos e sem brácteas involucrais 4
3. Plantas freqüentemente com canais resiníferos ou laticíferos; ovário com óvulo basal; anteras conatas e filetes livres; sépalas muito modificadas, formando papus de escamas, cerdas, aristas ou ausentes . . . **Asteraceae**
3. Plantas sem canais resiníferos nem laticíferos; ovário com óvulo apical; anteras livres e filetes conatos; sépalas pouco modificadas, como dentes ou pequenos lobos . . . . . Calyceraceae
4. Ovário súpero com placentação parietal; flores sem mecanismo de polinização do tipo êmbolo ou pincel e, portanto, estilete sem especializações para a coleta do pólen . . . . . Menyanthaceae
4. Ovário geralmente ínfero ou semi-ínfero e com placentação axial; flores com mecanismo de polinização do tipo êmbolo 5
5. Presença de látex leitoso; estilete com pêlos coletores de pólen, estes às vezes invaginantes; flores radiais ou zigomorfas; pétalas sem asas marginais . . . . . **Campanulaceae**
5. Ausência de látex leitoso; estiletes com cavidade coletora de pólen; flores zigomorfas; pétalas com asas marginais. . . . . Goodeniaceae

Asterales

Asterales é monofilética, como evidenciado pela presença de pétalas valvadas, pela inulina (um oligossacarídeo) como carboidrato de reserva e pelo freqüente mecanismo de polinização do tipo êmbolo. Os estames estão proximamente associados entre si (desde aderidos entre si a completamente conatos) e formam um tubo ao redor do estilete, com as anteras abrindo para o interior. O pólen é puxado para fora, como por um êmbolo, com o auxílio de pêlos ou cavidades especializadas na superfície do estilete. O estilete se alonga, atravessa o tubo formado pelas anteras e expõe o pólen aos polinizadores. Mais tarde, os ramos do estilete se separam e os estigmas se tornam receptivos (Lammers 1992; Leins e Erbar 1990; Wagenitz 1977, 1992; Yeo 1993). A ausência de mecanismo do tipo êmbolo em Menyanthaceae deve ser uma reversão. A monofilia da ordem também é fortemente sustentada por sítios de restrição de cpDNA, seqüências de *rbcL, atpB, ndhF, matk* e outras regiões do cloroplasto, bem como por seqüências de 18S (Bremer et al. 2002; Chase et al. 1993; Cosner et al. 1994; Downie e Palmer 1992; Hilu et al. 2003; Källersjö et al. 1998; Lundberg e Bremer 2003; Michaels et al. 1993; Olmstead et al. 1992a, 1993, 2000a; Savolainen et al. 2000b; Soltis et al. 2000; Albach et al. 2001a,b). A ordem consiste em 12 famílias e cerca de 24.900 espécies; as principais famílias são **Campanulaceae** (incluindo Lobeliaceae), Menyanthaceae, Goodeniaceae, Calyceraceae, Stylidiaceae e **Asteraceae**. Análises de seqüências de DNA sugerem que a ordem é mais próxima de Apiales e Dipsacales; note-se que todas estas ordens contêm poliacetilenos.

As relações filogenéticas entre as famílias da ordem ainda não estão completamente claras. Campanulaceae (possivelmente junto com algumas outras famílias pequenas) é o grupo-irmão de um clado que contém Menyanthaceae, Goodeniaceae, Calyceraceae e Asteraceae. Estes dois clados são freqüentemente aceitos como um par de ordens relacionadas: Campanulales e Asterales. Diversos caracteres embriológicos e químicos (Lammers 1992) parecem especialmente úteis para diagnosticar estes dois grupos, e a localização exata de algumas famílias é questionável. O clado que compreende Goodeniaceae, Calyceraceae, Menyanthaceae e Asteraceae parece estar bem sustentado; Menyanthaceae apresenta ovário súpero. Estudos anatômicos e ontogenéticos sugerem que flores com ovário ínfero podem ter evoluído duas vezes dentro de Asterales. O ovário ínfero de Campanulaceae decorre da adnação do ovário com o hipanto. Em contraste, o ovário ínfero em Goodeniaceae, e possivelmente em Calyceraceae e Asteraceae, decorre da adnação do perianto e do ovário. Estas três famílias partilham também a apomorfia de uma camada de columelas proeminentes e ramificadas nos grãos de pólen. Análises morfológicas sugerem que Calyceraceae é o grupo-irmão de Asteraceae; ambas as famílias partilham um tipo incomum de venação na corola (uma possível sinapomorfia). Ambas as famílias também apresentam flores densamente agregadas em capítulos rodeados por um invólucro de brácteas e ovários uniloculares e uniovulados. No entanto, todos esses caracteres têm sido considerados paralelismos (ver Lammers 1992). Por outra lado, análises de seqüências de *rbcL* sustentam uma relação de grupos-irmãos entre Goodeniaceae e Calyceraceae.

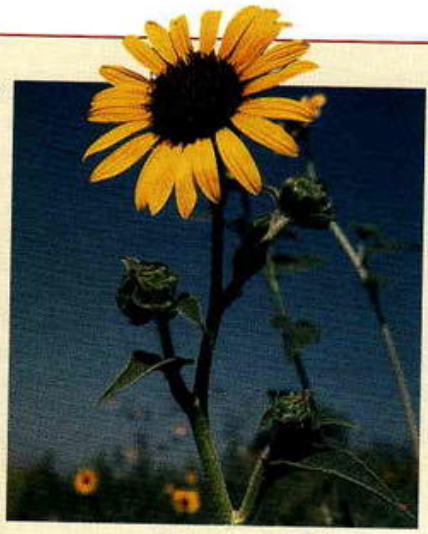
Referências adicionais: Bremer 1994; Brizicky 1966b.

(A)

Asterales: Campanulaceae
Triodanis perfoliata: flor

T. perfoliata: fruto

(B)



Asterales: Asteraceae
Helianthus annuus: capítulo radiado

(C)

Asterales: Asteraceae
Hieracium aurantiacum: capítulos ligulados

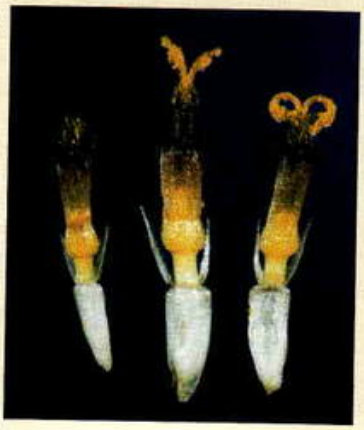
(D)

Asterales: Asteraceae
Carphephorus paniculatus: capítulos discóides

(E)

Asterales: Asteraceae
Lactuca graminifolia: frutos

(F)



Asterales: Asteraceae
Helianthus angustifolius: flores do disco

(G)

Asterales: Campanulaceae
Lobelia cardinalis: flores

PRANCHA 9.24 Eudicotiledôneas: Asterales

Campanulaceae A. L. de Jussieu
(Família da campânula e da lobélia)

Principalmente ervas, mas às vezes secundariamente lenhosas; presença de inulina (um oligossacarídeo) como carboidrato de reserva; **laticíferos presentes e látex leitoso;** poliacetilenos presentes, mas iridóides ausentes. Pêlos geralmente simples, unicelulares. *Folhas geralmente alternas e espiraladas, simples,* às vezes lobadas, inteiras a serreadas, com venação peninérvea; estípulas ausentes. Inflorescências diversas. *Flores geralmente bissexuais, radiais a zigomorfas, com hipanto,* às vezes torcidas 180° durante o desenvolvimento (flores ressupinadas). Sépalas em geral 5, conatas. *Pétalas em geral 5, conatas, formando uma corola tubulosa a campanular, ou bilabiada ou unilabiada, neste caso com uma fenda adaxial variavelmente desenvolvida,* lobos valvados. *Estames geralmente 5, filetes livres a distalmente conatos,* **em geral inseridos em um disco no ápice do ovário;** *anteras livres, mas próximas do estilete ou fusionadas (sinânteras) e formando um tubo ao redor do estilete no qual o pólen é depositado. Quando o estilete se alonga e atravessa o tubo, o pólen é retido por pêlos especializados que mais tarde se invaginam. Posteriormente os estigmas se tornam receptivos e os pêlos expõem o pólen neles retido (mecanismo de polinização do tipo êmbolo);* grãos de pólen com 3-12 aberturas. *Carpelos 2-5, conatos; ovário geralmente ínfero (ou semi-ínfero) com placentação geralmente axial; estilete provido de pêlos coletores de pólen próximo do ápice;* estigmas em número igual ao de carpelos, globosos a cilíndricos. Óvulos geralmente numerosos, com 1 tegumento e um megasporângio de parede fina. Disco nectarífero presente acima do ovário. *Fruto cápsula loculicida ou poricida* (Prancha 9.24A) *ou baga* (Figura 9.137).

Fórmula floral:

* ou X, K(5), C(5), A(5), G–(2–5)–; cápsula, baga

Distribuição: família amplamente distribuída em regiões temperadas e subtropicais, bem como em ambientes tropicais montanos.

Gêneros/espécies: 65/2.200. ***Principais gêneros:*** *Lobelia* (400 spp.), *Campanula* (450), *Centropogon* (200), *Siphocampylus* (225) e *Wahlenbergia* (270). Gêneros importantes que ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá são *Campanula, Downingia, Githopsis, Heterocodon, Howellia, Jasione, Legenere, Lobelia, Nemacladus, Parishella, Porterella, Triodanis* e *Wahlenbergia.*

Importância econômica e produtos: *Campanula, Lobelia* (lobélia; Prancha 9.24G) e *Codonopsis* são cultivados como ornamentais.

Discussão: a monofilia de Campanulaceae, como aqui circunscrita, é sustentada por caracteres morfológicos e seqüências de DNA (Cosner et al. 1994; Lundberg e Bremer 2003). Três subfamílias – Campanuloideae, "Cyphioideae" e Lobelioideae – (Thorne 1992) são freqüentemente reconhecidas, às vezes como famílias separadas (Lammers 1992). Campanuloideae apresenta flores radiais e anteras não-conatas e é considerada monofilética com base na presença de pêlos invaginantes na parte superior do estilete. Lobelioideae constitui um clado sustentado pela presença de anteras conatas, flores ressupinadas e corolas com 1 ou 2 lábios, neste caso com uma fenda variavelmente desenvolvida no lábio superior (ontogeneticamente adaxial, mas apresentada como abaxial em flores ressupinadas). Análises de seqüências de *rbcL* e ITS também sustentam a monofilia de ambas as subfamílias (Cosner et al. 1994; Eddie et al. 2003).

As delimitações genéricas freqüentemente são problemáticas; *Campanula, Centropogon* e *Lobelia* certamente não são monofiléticos. As vistosas flores de Campanulaceae atraem uma ampla gama de visitantes florais, especialmente aves e abelhas. A polinização cruzada é favorecida pela presença do mecanismo de polinização/apresentação secundária do pólen do tipo êmbolo. As pequenas sementes provindas de frutos capsulares são dispersas pelo vento. Espécies com frutos tipo baga são dispersas por aves.

Referências adicionais: Leins and Erbar 1990; Rosatti 1986; Shetler 1979.

Asteraceae Bercht. & J. Presl
(= Compositae Giseke)
(Família do girassol e do alface)

Ervas, arbustos ou árvores; presença de oligossacarídeos como carboidratos de reserva, incluindo inulina; *canais resiníferos e laticíferos com freqüência presentes, mas um ou outro caráter pode estar ausente; poliacetilenos e óleos aromáticos terpenóides freqüentemente presentes;* **geralmente com lactonas sesquiterpênicas (mas iridóides ausentes).** Pêlos diversos. *Folhas alternas e espiraladas, opostas* ou verticiladas, *simples, mas às vezes profundamente lobadas ou partidas,* inteiras a diversamente denteadas, com venação peninérvea ou palmada; estípulas ausentes. **Flores ± densamente agregadas em capítulos indeterminados rodeados por um invólucro de brácteas (filárias);** os capítulos arranjados em inflorescência secundária determinada, terminal ou axilar. *Flores* bissexuais ou unissexuais, às vezes estéreis, *radiais ou zigomorfas.* **Sépalas muito modificadas, formando um papus,** *composto de 2 a muitas escamas, às vezes conatas, espinhos ou cerdas capiláceas, persistentes, diminutamente barbados ou plumosos,* ou às vezes ausentes. *Pétalas 5, conatas, formando uma corola radial e tubular (flores do disco),* formando uma corola zigomorfa e bilabiada (isto é, com 2 pétalas no lábio superior e 3 no inferior), *ou formando uma corola zigomorfa e 1-labiada com lábio superior ± ausente e lábio inferior alongado e ± 3-lobado (flor do raio), ou formando corola zigomorfa e alongada em formato de língua, terminada em 5 dentes pequenos (flor ligulada); os capítulos apenas com flores do disco (capítulos discóides;* Prancha 9.24D), *com flores do disco na região central e flores do raio na periferia, estas últimas femininas ou estéreis (capítulos radiados;* Prancha 9.24B), *ou apenas com flores liguladas (capítulos ligulados;* Prancha 9.24C), os lobos da corola valvados. *Estames geralmente 5; filetes livres, adnatos ao tubo da corola;* **anteras** *geralmente* **conatas (sinânteras),** *freqüentemente providas de apêndices apicais ou basais, formando um tubo ao redor do estilete, no qual o pólen é liberado; o estilete se alonga*

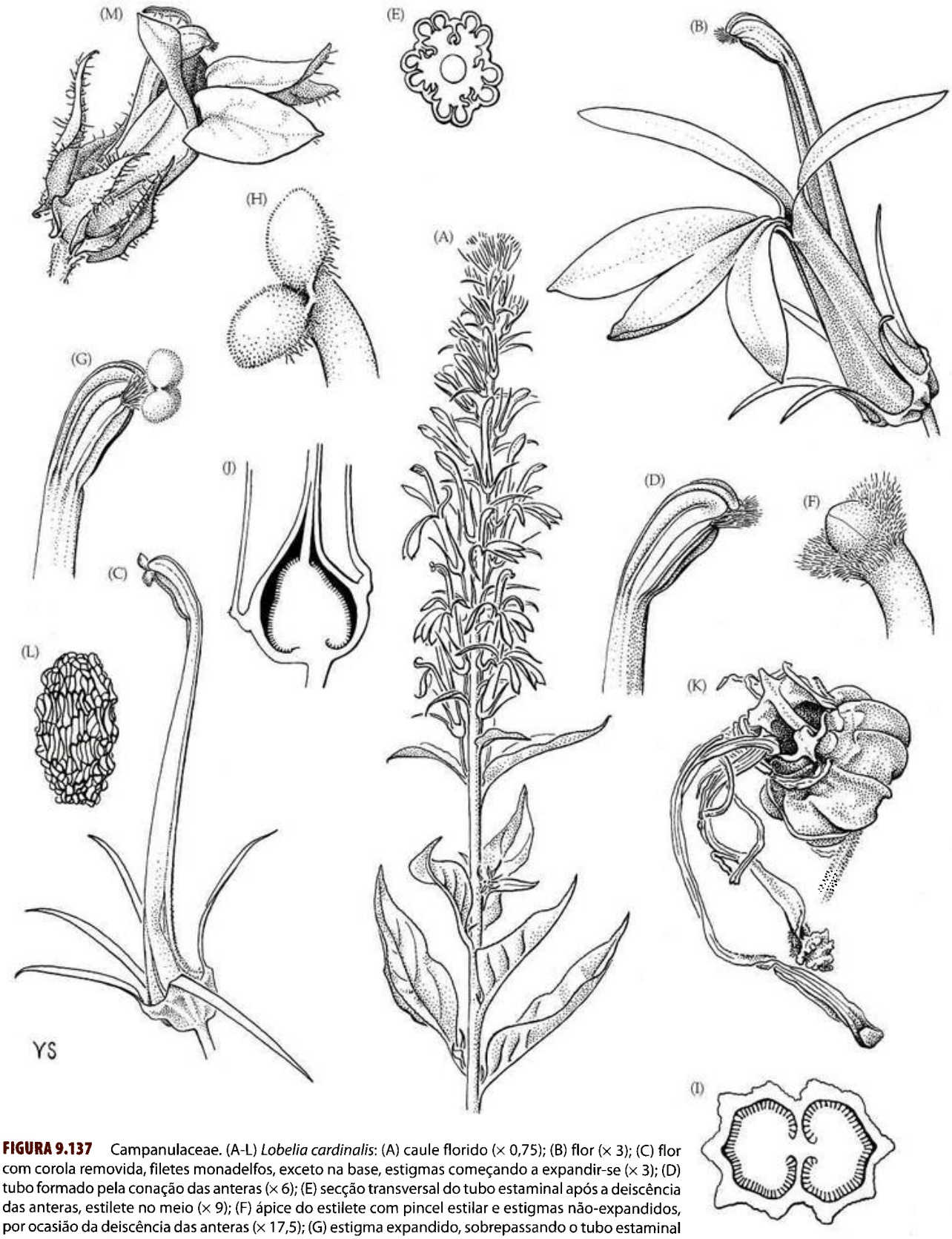


FIGURA 9.137 Campanulaceae. (A-L) *Lobelia cardinalis*: (A) caule florido (× 0,75); (B) flor (× 3); (C) flor com corola removida, filetes monadelfos, exceto na base, estigmas começando a expandir-se (× 3); (D) tubo formado pela conação das anteras (× 6); (E) secção transversal do tubo estaminal após a deiscência das anteras, estilete no meio (× 9); (F) ápice do estilete com pincel estilar e estigmas não-expandidos, por ocasião da deiscência das anteras (× 17,5); (G) estigma expandido, sobrepassando o tubo estaminal após a deiscência das anteras (× 6); (H) estigmas expandidos, receptivos (× 18); (I) ovário em secção transversal (× 9); (J) ovário em secção longitudinal, observe a condição semi-ínfera (× 4,5); (K) cápsula (× 4,5); (L) semente (× 37). (M) *L. siphilitica*: flor (× 4,5). (Fonte: Rosatti 1986, *J. Arnold Arbor.* 67: p. 67.)

e atravessa o tubo, coletando o pólen (com o auxílio de diversos tipos de pêlos) e apresentando-o aos visitantes florais, após o que os estigmas se tornam receptivos (isto é, mecanismo de polinização do tipo êmbolo); grãos de pólen geralmente tricolporados. *Carpelos 2, conatos; ovário ínfero,* **com placentação basal;** 2 *ramos do estilete, com tecido estigmático cobrindo a superfície interna ou em 2 linhas marginais.* **Um óvulo por ovário,** com 1 tegumento e megasporângio de parede fina. Nectário no ápice do ovário. *Fruto aquênio*,* **coroado por um papus persistente** (Prancha 9.24E), às vezes achatado, alado ou espinhoso; endosperma escasso ou ausente (Figuras 9.138-9.140).

Fórmula floral: * ou X, K∞, C(5), A(5), $\underline{G(2)}$; aquênio

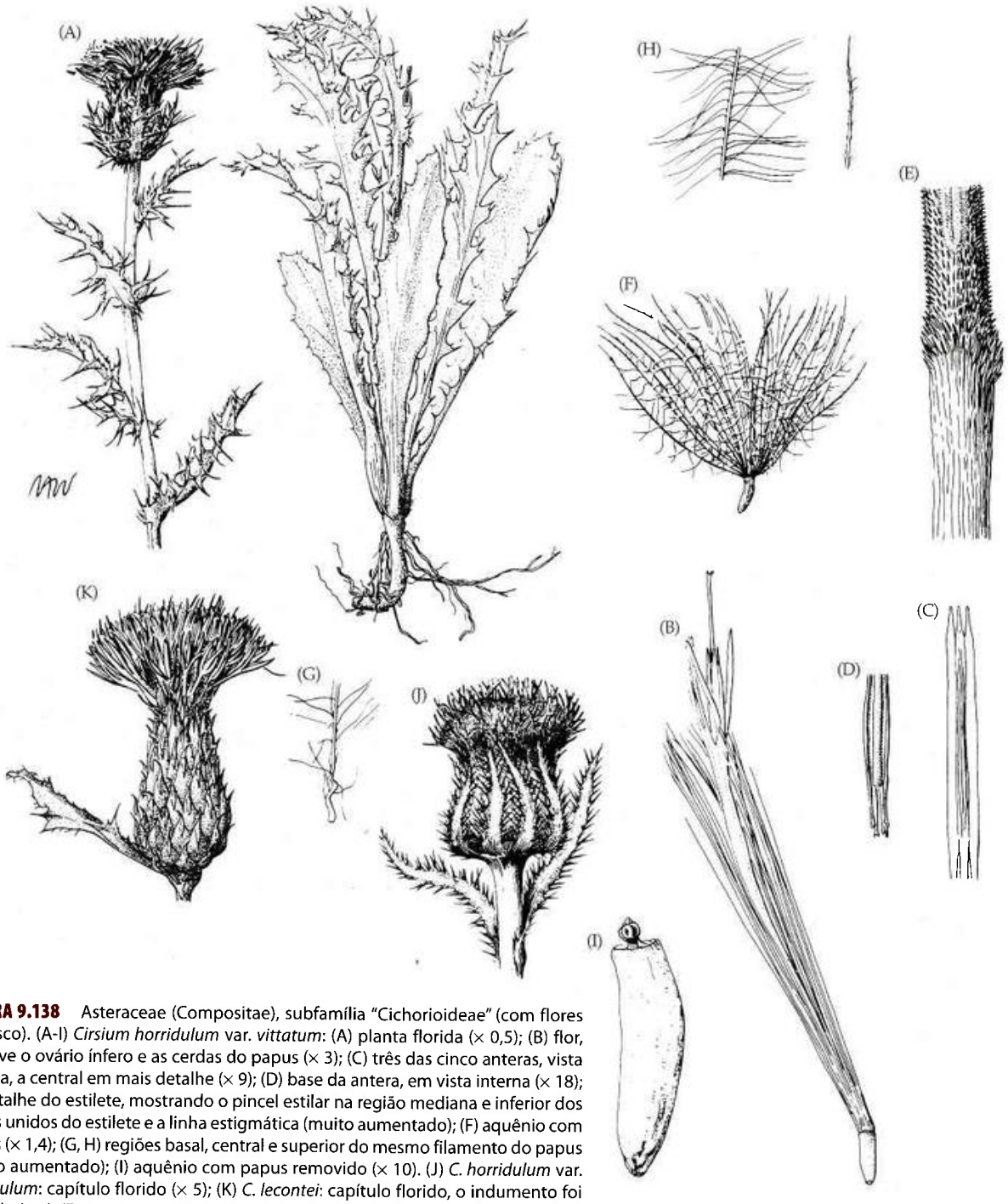


FIGURA 9.138 Asteraceae (Compositae), subfamília "Cichorioideae" (com flores do disco). (A-I) *Cirsium horridulum* var. *vittatum*: (A) planta florida (× 0,5); (B) flor, observe o ovário ínfero e as cerdas do papus (× 3); (C) três das cinco anteras, vista interna, a central em mais detalhe (× 9); (D) base da antera, em vista interna (× 18); (E) detalhe do estilete, mostrando o pincel estilar na região mediana e inferior dos ramos unidos do estilete e a linha estigmática (muito aumentado); (F) aquênio com papus (× 1,4); (G, H) regiões basal, central e superior do mesmo filamento do papus (muito aumentado); (I) aquênio com papus removido (× 10). (J) *C. horridulum* var. *horridulum*: capítulo florido (× 5); (K) *C. lecontei*: capítulo florido, o indumento foi omitido (× 5). (Fonte: Scott 1990, *J. Arnold Arbor.* 71: p. 408.)

*N. de T. Considerado cipsela por outros autores.

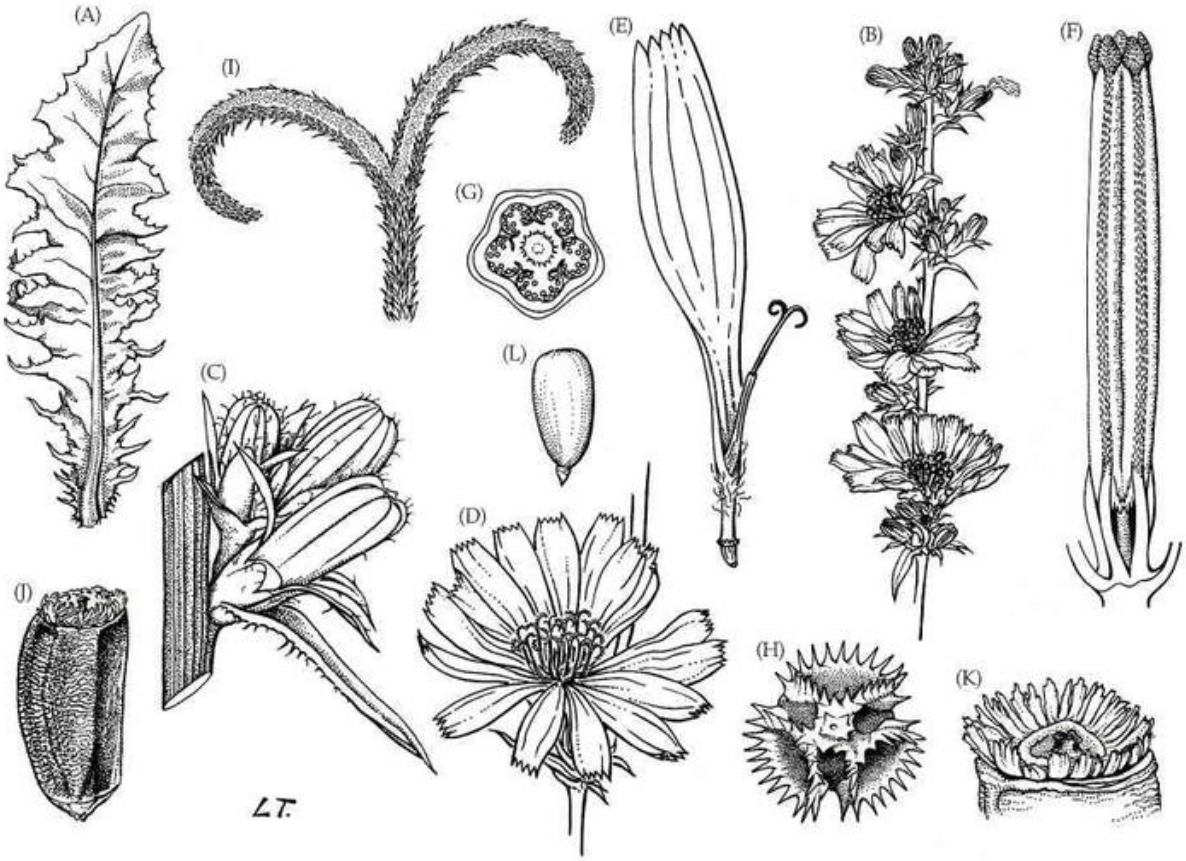


FIGURA 9.139 Asteraceae (Compositae), subfamília "Cichorioideae" (com flores liguladas). *Cichorium intybus:* (A) folha basal (× 0,3); (B) parte apical de caule florido (× 0,6); (C) agregado de capítulos na axila de uma bráctea (× 2,5); (D) capítulo (× 1); (E) flor ligulada, observe os cinco dentes das corola (× 5); (F) androceu de um botão em pré-antese, observe os apêndices apicais e basais (× 9,5); (G) botão em secção transversal, mostrando a corola, cinco anteras conatas e estilete provido de pêlos coletores de pólen (× 24); (H) grão de pólen em vista polar (muito aumentado); (I) ramos do estilete com estigmas (× 18); (J) aquênio (× 14); (K) detalhe das escamas do papus (× 24); (L) semente (× 9,5). (Fonte: Vuilleumier 1973, *J. Arnold Arbor.* 54: p. 49.)

Distribuição e ecologia: família cosmopolita, especialmente comum em hábitats temperados, tropicais montanos, secos e abertos.

Gêneros/espécies: 1.535/23.000. ***Principais gêneros:*** *Senecio* (1.250 spp.), *Vernonia* (1.000), *Cousinia* (650), *Eupatorium* (600), *Centaurea* (600), *Artemisia* (550), *Hieracium* (500), *Helichrysum* (500), *Baccharis* (400), *Mikania* (400), *Saussurea* (300), *Verbesina* (300), *Cirsium* (250), *Jurinea* (250), *Bidens* (200), *Crepis* (200), *Aster* (180, excluindo gêneros segregados como *Symphyotrichum, Sericocarpus), Gnaphalium* (150), *Tragopogon* (110) e *Solidago* (100). Os limites genéricos com freqüência são problemáticos e muitos destes grandes gêneros são freqüentemente divididos em numerosos gêneros segregados (ver Bremer 1994). Muitos gêneros ocorrem nos Estados Unidos e/ou no Canadá; gêneros especialmente importantes são *Acmella, Ageratina, Ambrosia, Antennaria, Arnoglossum, Artemisia, Baccharis, Balduina, Berlandiera, Bidens, Brickellia, Carphephorus, Centaurea, Chrysopsis, Cirsium, Conyza, Coreopsis, Crepis, Croptilon, Chaenactis, Chrysothamnus, Elephantopus, Ericameria, Erigeron, Eriophyllum, Eupatorium, Euthamia, Gaillardia, Gamochaeta, Gnaphalium, Haplopappus, Helenium, Helianthus, Hieracium, Iva, Krigia, Lactuca, Layia, Lessingia, Liatris, Lygodesmia, Packera, Pityopsis, Pluchea, Prenanthes, Rudbeckia, Senecio, Sericocarpus, Silphium, Solidago, Sonchus, Symphyotrichum, Taraxacum, Verbesina* e *Vernonia.*

Importância econômica e produtos: a família abrange numerosas plantas alimentícias, tais como *Cichorium* (chicória), *Cynara* (alcachofra), *Helianthus* (girassol), *Taraxacum* (dente-de-leão) e *Lactuca* (alface). *Artemisia* contém algumas espécies utilizadas como especiarias. *Tanacetum* (tanaceto) e *Pulicaria* contém espécies com propriedades inseticidas. *Ambrosia* é o causador da febre-do-feno e muitas espécies são pragas agrícolas importantes. Finalmente, muitos gêneros contêm espécies ornamentais, tal como acontece com *Calendula, Dendranthema, Argyranthemum, Leucanthemum* (crisântemo), *Dahlia* (dália), *Tagetes, Senecio* (senécio), *Sphagneticola, Gaillardia, Helianthus* (girassol), *Zinnia* e muitos outros.

TABELA 9.4 Características e sinapomorfias das tribos e subfamílias de Asteraceae (= Compositae)

Tribo	Subfamília	Número de gêneros/espécies	Gêneros representativos
1. Barnadesieae	Barnadesioideae	9/92	*Barmadesia, Chuquiraga, Dasyphyllum*
2. "Mutisieae"	"Cichorioideae"	76/970	*Chaptalia, Gerbera, Gochnatia, Mutisia, Trixis*
3. Cardueae (= Cynareae) (cardos)	"Cichorioideae"	83/2.500	*Carduus, Centaurea, Cirsium, Cynara, Echinops*
4. Lactuceae (= Cichorieae) (os dentes-de-leão e *taxa* afins)	"Cichorioideae"	98/1.550	*Cichorium, Crepis, Hieracium, Krigia, Lactuca, Pyrrhopappus, Sonchus, Taraxacum, Tragopogon, Youngia*
5. Vernonieae (*Vernonia*, assa-peixe e *taxa* afins)	"Cichorioideae"	98/1.300	*Elephantopus, Vernonia*
6. Liabeae	"Cichorioideae"	14/160	*Liabum*
7. Arctoteae (plantas parecidas com cardos)	"Cichorioideae"	16/200	*Arctotis, Berkheya*
8. Inuleae	Asteroideae	38/480	*Inula, Pulicaria, Telekia*
9. Plucheae	Asteroideae	28/220	*Pluchea, Sphaeranthus*
10. Gnaphalieae	Asteroideae	162/2.000	*Anaphalis, Antennaria, Gamochaeta, Gnaphalium, Leontopodium*
11. Calenduleae	Asteroideae	8/110	*Calendula, Osteospermum*
12. Astereae	Asteroideae	174/2.800	*Aster, Baccharis, Conyza, Erigeron, Haplopappus, Solidago, Symphyotrichum*
13. Anthemideae	Asteroideae	109/1.740	*Achillea, Anthemis, Argyranthemum, Artemisia, Chrysanthemum, Leucanthemum, Seriphidium, Tanacetum*
14. Senecioneae	Asteroideae	120/3.200	*Erechtites, Senecio*
15. "Helenieae"	Asteroideae	110/830	*Arnica, Flaveria, Gaillardia, Helenium, Pectis, Tagetes*
16. Heliantheae	Asteroideae	189/2.500	*Ambrosia, Bidens, Calea, Coreopsis, Cosmos, Dahlia, Helianthus, Iva, Rudbeckia, Verbesina, Viguiera, Zinnia*
17. Eupatorieae	Asteroideae	170/2.400	*Ageratum, Carphephorus, Eupatorium, Garberia, Liatris, Mikania*

TABELA 9.4 *(continuação)*

Tipos de flores	Tipos de papus	Ramos do estilete	Principais sinapomorfias
Do disco; 1 + 4 bilabiadas	Geralmente com cerdas e pêlos longos e rígidos	Superfície estigmática interna	Espinhos axilares, indumento de pêlos longos na corola, aquênio e papus
Variável; 2 + 3 bilabiadas, especialmente na margem do disco ou capítulo	Geralmente com cerdas	Superfície estigmática interna	Nenhuma
Do disco (profundamente lobadas)	Geralmente com cerdas ou escamas	Superfície estigmática interna (freqüentemente com ramos do estilete fusionados na base)	Folhas partidas; folhas e brácteas involucrais com espinho apical; anel de pêlos
Liguladas	Geralmente com cerdas	Superfície estigmática interna	Flores liguladas; abundante látex leitoso
Geralmente do disco (profundamente lobadas)	Geralmente com cerdas	Superfície estigmática interna (próximo da base)	Anteras com apêndices glandulares apicais; ramos do estilete longos, finos, pilosos e agudos no ápice; detalhes da anatomia da antera (espessamentos do endotécio)
Geralmente do disco (profundamente lobadas) e do raio	Com cerdas ou escamas	Superfície estigmática interna	Folhas opostas; flores do raio trinervadas
Geralmente do disco (profundamente lobadas) e do raio	Geralmente com escamas ou em forma de taça curta	Superfície estigmática interna	Anel de pêlos abaixo dos ramos do estilete; anteras não caudadas; flores do raio; plantas freqüentemente espinhosas
Do disco (lobos curtos) e do raio	Escamas ou cerdas capiláceas	Linhas estigmáticas marginais	Flores marginais filiformes; cristais alongados na epiderme do aquênio
Geralmente do disco (lobos curtos)	Escamas ou cerdas capiláceas	Linhas estigmáticas marginais	Flores marginais filiformes, ramos do estilete com pêlos móveis de ápice arredondado ao longo dos ramos ou no ápice do estilete
Geralmente do disco (lobos curtos) raro com flores do raio	Geralmente cerdas capiláceas	Linhas estigmáticas marginais	Grãos de pólen com camada basal espessa regularmente perfurada (gnaphalóide), camada superior com columelas proeminentes; $x = 7$
Do disco (lobos curtos) e do raio	Ausente	Linhas estigmáticas marginais	Perda do papus
Em geral do disco (lobos curtos) e do raio (raio às vezes ausente)	Geralmente cerdas ou escamas	Linhas estigmáticas marginais	Células epidérmicas da corola das flores do raio com espessamento mediano na parede externa; ramos do estilete com apêndices estéreis triangular-subulados, isto é, ramos de estilete do tipo asteróide; adaxialmente glabros
Geralmente do disco (lobos curtos) e do raio (flores do raio às vezes ausentes)	Com escamas, em forma de taça curta ou ausente	Linhas estigmáticas marginais	Folhas pinado-divididas; brácteas involucrais com margens escariosas; papus escamoso ou reduzido; ramos do estilete truncados; células epidérmicas das flores do raio papilosas
Do disco (lobos curtos) e do raio (ou somente flores do disco)	Geralmente cerdas capiláceas	Linhas estigmáticas marginais	Invólucro geralmente unisseriado (um único verticilo de brácteas); presença de lactonas sesquiterpênicas e alcalóides pirrolizidínicos
Do disco (lobos curtos) e do raio (estas às vezes perdidas)	Com escamas, em forma de taça curta ou cerdas	Linhas estigmáticas marginais	Nenhuma, devido à segregação das duas seguintes tribos com base na presença de folhas opostas, parede do aquênio carbonácea, endotécio de células curtas (receptáculo sem brácteas)
Geralmente do disco (lobos curtos) e do raio (estas às vezes ausentes)	Aristas, escamas, cerdas ou ausentes	Linhas estigmáticas marginais	Presença de brácteas (páleas) no receptáculo; anteras pretas
Do disco (lobos curtos ou ocasionalmente longos)	Cerdas	Linhas estigmáticas marginais	Perda das flores do raio; base o estilete pilosa e ramos do estilete com apêndices muito longos e estéreis; ramos do estilete glandulares entre linhas estigmáticas; anatomia do endotécio da antera

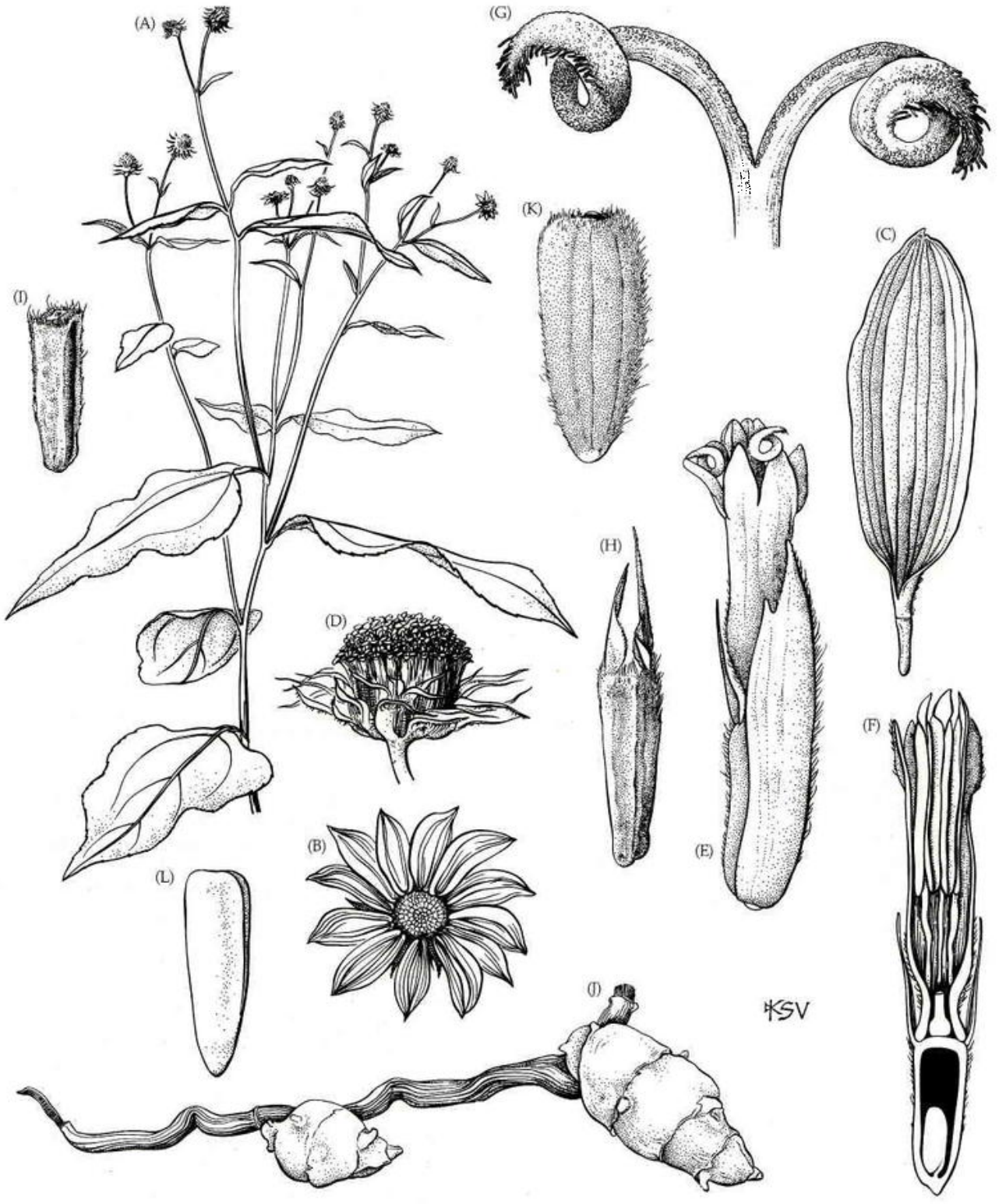


FIGURA 9.140 Asteraceae (Compositae), subfamília Asteroideae (com flores do disco de do raio). (A-J) *Helianthus tuberosus*: (A) planta florida (× 0,3); (B) capítulo (× 0,5); (C) flor do raio, estéril (× 2); (D) capítulo com flores do raio removidas, mostrando o invólucro de brácteas (filárias) (× 0,5); (E) flor do disco e bráctea (× 10); (F) flor do disco em secção longitudinal, observe as anteras, escamas do papus e óvulo basal (× 0,5); (G) ramos do estilete com suas linhas estigmáticas (muito aumentados); (H) aquênio maduro com escamas do papus (× 10); (I) aquênio sem papus (× 8); (J) rizoma com túberas invernais (× 1). (K-L) *H. annuus*: (K) aquênio (× 4,5); (L) embrião (× 4,5). (Fonte: Wood 1974, *A student's atlas of flowering plants*, p. 117.)

Discussão: Asteraceae (ou Compositae) constitui um agrupamento facilmente reconhecido e claramente monofilético; as sinapomorfias morfológicas e moleculares para esse grupo são numerosas (K. Bremer 1987, 1994, 1996; Funk et al. 2005; Jansen et al. 1991, 1992; Karis 1993; Karis et al. 1992; Keeley e Jansen 1991; Kim et al. 1992). A família é dividida em muitas tribos (Tabela 9.4), que são freqüentemente arranjadas em três subfamílias (K. Bremer 1987, 1994; Bremer e Jansen 1992). Barnadesioideae, um pequeno grupo sul-americano que contém principalmente árvores e arbustos, é o grupo-irmão dos demais gêneros da família (Figura 9.141). Esse grupo carece da inversão no DNA do cloroplasto que caracteriza as demais espécies da família (Jansen e Palmer 1987). As demais tribos são mais ou menos igualmente divididas entre "Cichorioideae" e Asteroideae (K. Bremer 1987, 1994; Carlquist 1976; Thorne 1992). A primeira subfamília é parafilética, mas é aqui mantida porque as relações filogenéticas dentro desse complexo são ainda pouco conhecidas; com freqüência essa subfamília é segregada em outros agrupamentos (K. Bremer 1996; Funk et al. 2005; Panero e Funk 2002). "Cichorioideae" é caracterizada pelos ramos do estilete com a superfície interna receptiva (estigmática). Seus capítulos geralmente são discóides, exceto na característica tribo Lactuceae, que apresenta capítulos ligulados. Canais resiníferos e laticíferos ocorrem nessa subfamília, e o látex é especialmente bem desenvolvido em Lactuceae (Tabela 9.4). Lactuceae é morfologicamente distinta e às vezes tem sido incluída em uma subfamília própria (Cronquist 1955, 1977, 1981), mas é próxima de Vernonieae. A monofilética Asteroideae pode ser diagnosticada pela restrição do tecido estigmático a duas linhas marginais em cada ramo do estilete; pela perda dos laticíferos; pela presença de flores do raio (e capítulos radiados, embora flores do raio tenham sido perdidas em alguns *taxa*); pelas flores do disco com lobos da corola curtos (mas secundariamente alongados em alguns *taxa*); e por caracteres de DNA. Possíveis sinapomorfias para muitas tribos freqüentemente aceitas estão resumidas na Tabela 9.4 (ver também Bremer 1994; Solbrig 1963). Atributos morfológicos informativos no nível de tribo incluem caracteres dos ramos do estilete (p. ex., localização do tecido estigmático, presença de pêlos ou de apêndices estéreis, comprimento e largura, forma do ápice); forma do papus; formato e anatomia da corola; morfologia polínica; caracteres morfológicos e anatômicos dos aquênios; forma e anatomia das anteras; arranjo das folhas; e presença ou ausência de espinhos marginais ou nodais.

Crepis, Aster Taraxacum, Tragopogon, Hieracium e outros gêneros são taxonomicamente problemáticos no nível de espécie devido a uma combinação de hibridação, poliploidia e agamospermia.

As pequenas flores de Asteraceae não são facilmente percebidas (Prancha 9.24F); os capítulos funcionam como ou parecem ser uma única flor. Em capítulos radiais, as flores do raio atraem os polinizadores e as flores do disco amadurecem centripetamente. Os polinizadores geralmente pousam nas flores do raio e depositam pólen nas flores do disco mais periféricas e mais velhas. Os filetes de muitas Asteraceae são sensíveis e se contraem abruptamente ao toque, forçando a saída do pólen para fora do mecanismo do tipo êmbolo, colocando-o em contato com o polinizador. A cor da corola é variável. As inflorescências compostas geralmente são alógamas e atraem uma grande variedade de polinizadores generalistas (borboletas, abelhas, moscas e coleópteros), mas a polinização por abelhas solitárias é particularmente comum. Alguns gêneros apresentam flores reduzidas e são polinizadas pelo vento (p. ex., *Ambrosia, Baccharis*), e alguns *taxa* apresentam capítulos reduzidos a uma única flor, mas tais capítulos estão agregados em capítulos compostos (p. ex., *Echinops*).

Os aquênios da maioria das Asteraceae são dispersos pelo vento, com os pêlos rígidos do papus funcionando como pára-quedas (Prancha 9.24E). Os frutos achatados e freqüentemente alados auxiliam na dispersão das sementes pelo vento. O transporte externo por aves ou mamíferos é facilitado por modificações do papus, como espinhos com bárbulas retrorsas, excrescências do fruto, como ganchos ou espinhos, ou brácteas involucrais especializadas.

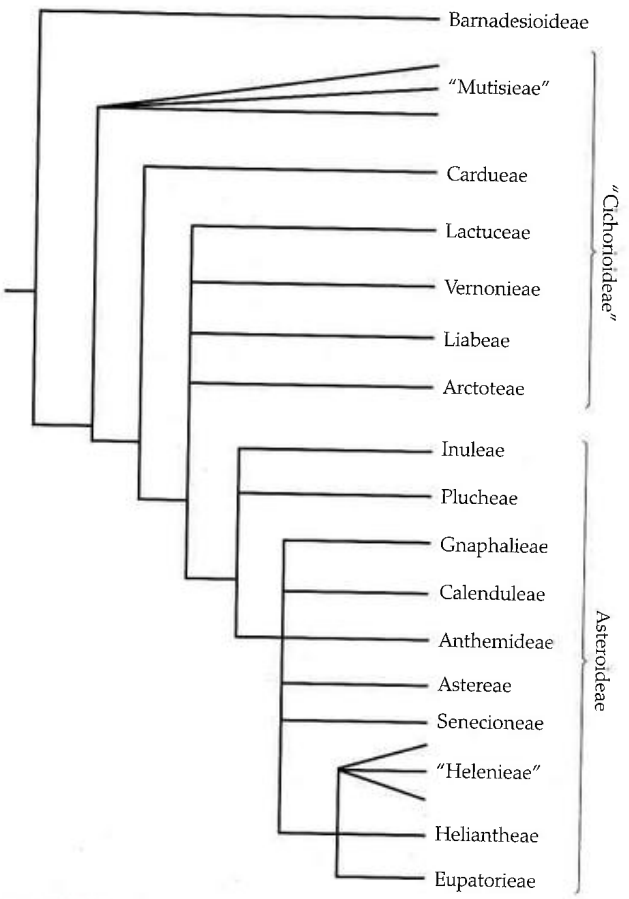


FIGURA 9.141 Cladograma mostrando as relações hipotéticas entre as Asteraceae. (Adaptada de Bremer 1994.)

Referências adicionais: Anderberg 1991a,b,c; Arriagada and Miller 1997; Gustafsson 1996; Heywood et al. 1977; Jones 1982; Karis et al. 2001; Lane 1996; Leins and Erbar 1990; Michaels et al. 1993; Ownbey 1950; Rieseberg 1991; Scott 1990; Soltis and Soltis 1989; Urtubey and Stuessy 2001; Vuilleumier 1969,1973; Wagenitz 1992; Xiaoping and Bremer 1993.

LITERATURA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

Além dos numerosos livros e trabalhos científicos citados para cada família, as seguintes referências servirão como fontes adicionais de informação sobre a variação morfológica, a distribuição geográfica, a importância econômica e as relações evolutivas das famílias de angiospermas.

Leituras Recomendadas

angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 531-553.

Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-36.

Bailey, L. H. and E. Z. Bailey. 1976. *Hortus third: a concise dictionary of plants cultivated in the United States and Canada.* Revised by the Bailey Hortorium. Macmillan, New York.

Benson, L. 1979. *Plant classification,* 2nd ed. D.C. Heath, Lexington, MA.

Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia University Press, New York.

Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants,* 2nd ed. New York Botanical Garden, Brorrx, NY.

Dahlgren, R. M. T. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord. J. Bot.* 3:119-149.

Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford and P. F. Yeo. 1985. *The families of the monocotyledons.* Springer-Verlag, Berlin.

Engler, A. and K. Prantl. 1887-1915. *Die natürlichen Pflanzenfamilien,* parts II-IV. G. Kreysing, Leipzig. [Also ed. 2, incomplete, 1924-.]

Heywood, V. H. (ed.). 1978. *Flowering plants of the world.* Mayflower Books, New York.

Heywood, V. H. (ed.). 2007. *Flowering plant families of the world.* Kew Publications, UK.

Hickey, M. and C. J. King. 1988. *100 families of flowering plants of the world,* 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Hutchinson, J. 1973. *The families of flowering plants,* 3rd ed. Oxford University Press, Oxford.

Jones, S. B. and L. E. Luchsinger. 1986. *Plant systematics.* McGraw-Hill, New York.

Kubitzki, K. 1990-2004. *The families and genera of vascular plants.* 7 vols. Springer-Verlag, Berlin. [Estão previstos volumes adicionais com o tratamento taxonômico detalhado para famílias e gêneros, descrições, caracteres anatômicos, embriológicos, cromossômicos, polínicos, dispersão e filogenia; são fornecidas chaves para os gêneros.]

Lawrence, G. H. M. 1951. *Taxonomy of vascular plants.* Macmillan, New York.

Maas, P. J. M. and L. Y. T. Westra. 1993. *Neotropical plant families.* Koeltz Scientific Books, Konigstein.

Mabberley, D. J. 1997. *The plant-book,* 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Melchior, H. (ed.) 1964. *A. Englefs Syllabus der Pflanzenfamilien,* 12th ed. Vol. 2. Gebruder Borntraeger, Berlin.

Rendle, A. B. 1925. *The classification of flowering plants.* 2 vols. Cambridge University Press, Cambridge.

Simpson, M. G. 2006. *Plant systematics.* Elsevier Academic Press, Oxford.

Soltis, D. E., P. S. Soltis, P. K. Endress, and M. W. Chase. 2005. *Phylogeny and evolution of angiosperms.* Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Spears, P. 2006. *A tour of the flowering plants based on the classification system of the Angiosperm Phylogeny Group.* Missouri Bot. Gard. Press, St. Louis.

Spichiger, R. E., V. Savolainen, M. Figeat, and D. Jeanmonod. 2004. *Systematic botany of flowering plants: a new phylogenetic approach to angiosperms of the temperate and tropical regions.* Science Publ., Plymouth, UK.

Stevens, P. F. 2001 onward. Angiosperm Phylogeny Website. Version 2 Aug 2001. http://www.mobot.org/MOBOT/research/Apweb/.

Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.

Takhtajan, A. 1997. *Diversity and classification of flowering plants.* Columbia University Press, New York.

Thorne, R. F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Bot. Rev.* 58: 225-348.

Thorne, R. F. 2000. The classification and geography of the monocotyledon subclasses Alismatidae, Liliidae, and Commelinidae. In *Plant systematics for the 21st century,* B. Nordenstam, G. El-Ghazaly, M. Kassas, and T. C. Laurent (eds.), 75-124. Portland Press, London.

Thorne, R. F. 2001. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae. *Bot. Rev.* 66: 441-647.

Van Balgooy, M. M. J. 1997. *Malesian seed plants,* vol. 1, Spotcharacters. An aid for identification of families and genera. Rijksherbarium/Hortus Botanicus, Leiden.

Van Balgooy, M. M. J. 1998. *Malesian seed plants,* vol. 2. Portraits of tree families. Rijksherbarium/Hortus Botanicus, Leiden.

Van Balgooy, M. M. J. 2001. *Malesian seed plants,* vol. 3, Portraits of nontree families. Rijksherbarium/Hortus Botanicus, Leiden.

Watson, L. and M. J. Dallwitz. 1997. The families of flowering plants: descriptions and illustrations. Website: <http://muse.bio.cornell.edu/delta/angio/www/index.htm>

Willis, J. C. 1973. *A dictionary of flowering plants and ferns,* 8th ed. Revised by H. K. Airy-Shaw. University Printing House, Cambridge.

Zomlefer, W. B. 1994. *Guide to flowering plant families.* University of North Carolina Press, Chapel Hill.

Literatura Citada

Abbe, E. C. 1935. Studies in the phylogeny of the Betulaceae. I. Floral and inflorescence anatomy and morphology. *Bot. Gaz.* 97: 1-67.

Abbe, E. C. 1974. Flowers and inflorescences of "Amentiferae." *Bot. Rev.* 40:159-261.

Abbe, E. C. and T. T. Earle. 1940. Inflorescence, floral anatomy, and morphology of *Leitneria floridana.* *Buli. Torrey Bot. Club* 67: 173-193.

Abu-Asab, M. S. and P. D. Cantino. 1989. Pollen morphology of *Trichostema* (Labiatae) and its systematic implications. *Syst. Bot.* 14: 359-369.

Adams, P. and R. K. Godfrey. 1961. Observations on the *Sagittaria subulata* complex. *Rhodora* 63: 247-266.

Agababian, V. S. 1972. Pollen morphology of the Magnoliaceae. *Grana* 12: 166-176.

Albach, D. C, P. S. Soltis, D. E. Soltis, and R. G. Olmstead. 2001a. Phylogenetic analysis of asterids based on sequences of four genes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88:162-212.

Albach, D. C., P. S. Soltis, and D. E. Soltis. 2001b. Patterns of embryological and biochemical evolution in the asterids. *Syst. Bot.* 26: 242-262.

Albach, D. C., D. E. Soltis, M. W. Chase, and P. S. Soltis. 2001c. Phylogenetic placement of the enigmatic angiosperm *Hydrostachys.* *Taxon* 50: 781-805.

Albach, D. C., H. M. Meudt, and B. Oxelman. 2005. Piecing together the "new" Plantaginaceae. *Amer. J. Bot.* 92: 297-315.

Albert, V. A., S. E. Williams, and M. W. Chase. 1992. Carnivorous plants: phylogeny and structural evolution. *Science* 257: 1491-1495.

Alice, L. A., T. Eriksson, B. Eriksen, and C. S. Campbell. 2001. Hybridization and gene flow between distantly related species of *Rubus* (Rosaceae): evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences. *Syst. Bot.* 26: 769-778.

Aliscioni, S. S., L. M. Glussani, F. O. Zuloaga, and E. A. Kellogg. 2003. A molecular phylogeny of *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Tests of monophyly and phylogenetic placement within the Panicoideae. *Amer. J. Bot.* 90: 796-821.

Allard, H. A. 1947. The direction of twist of the corolla in the bud, and the twining of the stems in Convolvulaceae and Dioscoreaceae. *Castanea* 12: 88-94.

Al-Shehbaz, I. A. 1984. The tribes of Cruciferae (Brassicaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 65: 343-373.

Al-Shehbaz, I. A. 1985a. The genera of Brassiceae (Cruciferae; Brassicaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 66: 279-351.

Al-Shehbaz, I. A. 1985b. The genera of Therypodieae (Cruciferae; Brassicaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 66: 95-111.

Al-Shehbaz, I. A. 1987. The genera of Alysseae (Cruciferae; Brassicaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 68: 185-240.

Al-Shehbaz, I. A. 1988a. The genera of Anchonieae (Hesperideae) (Cruciferae; Brassicaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 69: 193-212.

Al-Shehbaz, I. A. 1988b. The genera of Arabideae (Cruciferae; Brassicaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 69: 85-166.

Al-Shehbaz, I. A. 1991. The genera of Boraginaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.*, Suppl. 1: 1-169.

Al-Shehbaz, I. A, and B. G. Schubert. 1989. The Dioscoreaceae of the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 70: 57-95.

Al-Shehbaz, I. A., M. A. Beilstein, and E. A. Kellogg. 2006. Systematics and phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae): an overview. *Plant Syst. Evol.* 259: 89-120

Alverson, W. S., K. G. Karol, D. A. Baum, M. W. Chase, S. M. Swensen, R. McCourt, and K. Sytsma. 1998. Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: evidence from *rbcL* sequence data. *Amer. J. Bot* 85:876-887.

Alverson, W. S., B. A. Whitlock, R. Nyffeler, and C. Bayer. 1999. Phylogeny of core Malvales: evidence from *ndhF* sequence data. *Amer. J. Bot.* 86: 1474-1486.

Ambrose, J. D. 1980. A re-evaluation of the Melanthioideae (Liliaceae) using numerical analyses. In *Petaloid monocotyledons*, Linnean Society Symposium Series no. 8, C. D. Brickell, D. F. Cutler and M. Gregory (eds.), 65-81. Academic Press, London.

Ambrose, J. D. 1985. *Lophiola*, familial affinity with the Liliaceae. *Taxon* 34:140-150.

Anderberg, A. A. 1991a. Taxonomy and phylogeny of the tribe Plucheeae (Asteraceae). *Plant Syst. Evol.* 176: 145-177.

Anderberg, A. A. 1991b. Taxonomy and phylogeny of the tribe Inuleae (Asteraceae). *Plant Syst. Evol.* 176: 75-123.

Anderberg, A. A. 1991c. Taxonomy and phylogeny of the tribe Gnaphalieae (Asteraceae). *Opera Botânica* 104: 1-195.

Anderberg, A. A. 1992. The Circumscription of the Ericales, and their cladistic relationships to other families of "higher" dicotyledons. Syst. *Bot.* 17: 660-675.

Anderberg, A. A. 1993. Cladistic relationships and major clades of the Ericales. *Plant Syst. Evol.* 184: 207-231.

Anderberg, A. A. 1994. Cladistic analysis of *Enkianthus* with notes on the early diversification of the Ericaceae. *Nordic J. Bot.* 14: 385-401.

Anderberg, A. A. and B. Ståhl. 1995. Phylogenetic interrelationships in the order Primulales, with special emphasis on the family circumscriptions. *Canad. J. Bot.* 73: 1699-1730.

Anderberg, A. A. and U. Swenson. 2003. Evolutionary lineages in Sapotaceae (Ericales): a cladistic analysis based on *ndhF* sequence data. *Int. J. Plant Sci.* 164: 763-773.

Anderberg, A. A., B. Ståhl, and M. Källersjö. 1998. Phylogenetic relationships in the Primulales inferred from *rbcL* sequence data. *Plant Syst. Evol.* 211: 93-102.

Anderberg, A. A., B. Ståhl, and M. Källersjö. 2000. Maesaceae, a new primuloid family in the order Ericales s. l. *Taxon* 49: 183-187.

Anderberg, A. A., C. Rydin, and M. Källersjö. 2002. Phylogenetic relationships in the order Ericales s. l.: analyses of molecular data from five genes from the plastid and mitochondrial genomes. *Amer. J. Bot.* 89: 677-689.

Anderson, F. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland, Oregon.

Anderson, W. R. 1973. A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. *Taxon* 22: 537-542.

Anderson, W. R. 1977. Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra 7*: 5-18.

Anderson, W. R. 1979. Floral conservation in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219-223.

Anderson, W. R. 1990. The origin of the Malpighiaceae: the evidence from morphology. *Mem. New York Bot. Gard.* 64: 210-224.

Andersson, L. 1981. The neotropical genera of Marantaceae: Circumscription and relationships. *Nordic J. Bot.* 1: 218-245.

Andersson, L. 1998. Marantaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 278-293. Springer-Verlag, Berlin.

Andersson, L. and H. E. Rova. 1999. The *rpsl6* intron and the phylogeny of the Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Syst. Evol.* 214:161-189.

Andersson, L. and M. W. Chase. 2001. Phylogeny and classification of Marantaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 135: 275-287.

Andreasen, K. and B. Bremer. 2000. Combined phylogenetic analysis in the Rubiaceae: Ixoroideae. Morphology, nuclear, and chloroplast DNA data. *Amer. J. Bot.* 87: 1731-1748.

Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 531-553.

Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. *Bot. J. Linnaean Soc.* 141: 399-436.

Appel, O. and L. A. Al-Shebaz. 2003. Cruciferae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 5, Malvales, Capparales and nonbetalain Caryophyllales. K. Kubitzki and C. Bayer (eds), 75-174. Springer-Verlag, Berlin.

Applequist, W. L. and R. S. Wallace. 2001. Phylogeny of the Portulacaceous cohort based on *ndhF* sequence data. *Syst. Bot.* 26: 406-419.

Argus, G. W. 1974. An experimental study of hybridization and pollination in *Salix* (willows). *Canad. J. Bot.* 52:1613-1619.

Argus, G. W. 1986. The genus *Salix* (Salicaceae) in the southeastern United States. Syst. *Bot. Monogr. 9*: 1-170.

Armstrong, J. E. 1985. The delimitation of Bignoniaceae and Scrophulariaceae based on floral anatomy, and the placement of problem genera. *Amer. J. Bot.* 755-766.

Armstrong, J. E. and B. A. Drummond III. 1986. Floral biology of *Myristica fragrans* Houtt., the nutmeg of commerce. *Biotropica* 18: 32-38.

Arriagada, J. E. and N. G. Miller. 1997. The genera of Anthemideae (Compositae; Asteraceae) in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* No. 11: 1-46.

Arrington, J. M. and K. Kubitzki. 2003. Cistaceae. In *The families and genera of vascular plants*, Vol 5, Malvales, Capparales, and nonbetalain Caryophyllales, K. Kubitzki and C. Bayer (eds.), 62-70. Springer-Verlag, Berlin.

Arroyo, M. T. K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In *Advances in legume systematics*, part 2, R. M. Polhill and P. H. Raven (eds.), 723-769. Royal Botanic Gardens, Kew.

Ashton, P. S. 2003. Dipterocarpaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 5, Malvales, Capparales and nonbetalain Caryophyllales, K. Kubitzki and C. Bayer (eds.), 182-197. Springer-Verlag, Berlin.

Asmussen, C. B. and M. W. Chase. 2001. Coding and noncoding plastid DNA in palm systematics. *Amer. J. Bot.* 88: 1103-1117.

Asmussen, C. B., W. J. Baker, and J. Dransfield. 2000. Phylogeny of the palm family (Arecaceae) based on *rps16* intron and *trnL-tmF* plastid DNA sequences. In *Monocots: systematics and, evolution*, K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 525-535. Collingwood, Australia.

Asmussen, C. B., J. Dransfield, V. Deickmann, A. S. Barfod, J.-C. Pintaud, and W. J. Baker. 2006. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. *Bot. J. Linnean Soc.* 151: 15-38.

Atkins, S. 2004. Verbenaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 7, Lamiales (except Acanthaceae, including Avicenniaceae), K. Kubitzki (ed.), 449-468. Springer-Verlag, Berlin.

Augspurger, C. K. 1989. Morphology and aerodynamics of winddispersed legumes. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 29: 451-466.

Austin, D. F. 1979. Studies of the Florida Convolvulaceae I. Key to genera. *Florida Scientist* 42: 214-216.

Azuma, H., J. G. García-Franco, V. Rico-Gray, and L. B. Thien. 2001. Molecular phylogeny of the Magnoliaceae: the biogeography of tropical and temperate disjunctions. *Amer. J. Bot.* 88: 2275-2285.

Baas, P., S. Jansen, and E. A. Wheeler. 2003. Ecological adaptations and deep phylogenetic splits-evidence and questions from the secondary xylem. In *Deep morphology: towards a renaissance of morphology in plant systematics*, T. F. Stuessy V. Mayer, and E. Hörandl (eds.), 221-239. A. R. G. Gautner Verlag K. G., Ruggell.

Backlund, A. and B. Bremer. 1997. Phylogeny of the Asteridae s. str. based on *rbcL* sequences, with particular reference to the Dipsacales. *Plant Syst. Evol.* 207: 225-254.

Backlund, A. and K. Bremer. 1998. To be or not to be: principles of classification and monotypic plant families. *Taxon* 47: 391-401.

Backlund, A. and N. Pyck. 1998. Diervillaceae and Linnaeaceae, two new families of caprifolioids. *Taxon* 47: 657-661.

Backlund, A., B. Oxelman, and B. Bremer. 2000. Phylogenetic relationships within the Gentianales based on *ndhF* and *rbcL* sequences, with particular reference to the Loganiaceae. *Amer. J. Bot.* 87:1029-1043.

Bailey, L. W. and C. G. Nast. 1945. The comparative morphology of the Winteraceae. W. Summary and conclusions. *J. Arnold Arbor.* 26: 37-47.

Bailey, I. W. and B. G. L. Swamy. 1918. *Amborella trichopoda* Baill., a new morphological type

of vesselless dicotyledon. *J. Arnold Arbor.* 29: 245-254.

Baker, H. G. 1986. Yuccas and yucca moths: a historical commentary. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 556-564.

Baker, W. J., S. Zona, C. D. Heatubun, C. E. Lewis, R. A. Maturbongs, and M. V. Norup. 2006. *Dransfieldia* (Arecaceae): a new palm genus from western New Guinea. *Syst. Bot.* 31: 61-69.

Balslev, H. 1998. Juncaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 252-260. Springer-Verlag, Berlin.

Barfuss, M. H. J., R. Samuel, W. Till, and T. F. Stuessy. 2005. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from several plastid regions. *Amer.J. Bot.* 92: 337-351.

Barker, N. R, H. P. Linder and E. H. Harley. 1995. Polyphyly of Arundinoideae (Poaceae): evidence from *rbcL* sequence data. *Syst. Bot.* 20: 423-435.

Barkman, T. J., G. Chenery, J. R. McNeal, J. Luons-Weiler, W. J. Ellisens, G. Moore, A. D. Wolfe, and C. W. dePamphilis. 2000. Independent and combined analyses of sequences from all three genomic compartments converge on the root of flowering plant phylogeny. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:13166-13171.

Barrett, S. C. H. and S. W. Graham. 1997. Adaptive radiation in the aquatic plant family Pontederiaceae: insights from phylogenetic analyses. In *Molecular evolution and adaptive radiation*, T. J. Givnish and K. J. Sytsma (eds.), 225-238. Cambridge University Press, Cambridge.

Barrett, S. C. H. and J. H. Richards. 1990. Heterostyly in tropical plants. *Mem. New York Bot. Gard.* 55: 35-61.

Barthlott, W. and D. Frõhlich. 1983. Micromorphologie und Orientierungs muster epicuticularer Wachs-Kristalloide: ein neues systematisches Merkmal bei Monokotylen. *Plant Syst. Evol.* 142:171-185.

Barthlott, W. and D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2. Magnolüd, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 161-197. Springer-Verlag, Berlin.

Baum, D. A., W. S. Alverson and R. Nyffeler. 1998. A durian by any other name: taxonomy and nomenclature of the core Malvales. *Harvard Pap. Bot.* 3: 315-330.

Baum, D. A., S. DeWitt, A. Yen, W. S. Alverson, R. Nyffeler, B. A. Whitlock, and R. L. Oldham. 2004. Phylogenetic relationships of Malvatheca (Bombacoideae and Malvoideae: Malvaceae sensu lato) as inferred from plastid DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 91:1863-1871.

Baumann, M. G. 1946. *Myodocarpus* und die Phylogenie der Umbelliferen-Frücht. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 56: 13-112.

Bayer, C. 1998. Synflorescences of Malvaceae. *Nordic J. Bot.* 18: 335-338.

Bayer, C. 1999. The bicolor-unit: homology and transformation of an inflorescence structure unique to core Malvales. *Plant Syst. Evol.* 214:187-198.

Bayer, C. and K. Kubitzki. 2003. Malvaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 5, Malvales, Capparales and nonbetalain Caryophyllales. K. Kubitzki and C. Bayer (eds.), 225-310. Springer-Verlag, Berlin.

Bayer, C, M. F. Fay, A. Y. de Bruijn, V. Savolainen, C. M. Morton, K. Kubitzki, W. S. Alverson, and M. W. Chase. 1999. Support for an expanded family concept of Malvaceae within a re-circumscribed order Malvales: combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* DNA sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 129: 267-303.

Bayer, R. J., L. Hufford, and D. E. Soltis. 1996. Phylogenetic relationships in Sarraceniaceae based on *rbcL* and ITS sequences. *Syst. Bot.* 21: 121-134.

Beardsley, P. M. and R. G. Olmstead. 2002. Redefining Phrymaceae: the placement of *Mimulus*, tribe Mimuleae, and *Phryma*. *Amer. J. Bot.* 89: 1093-1102.

Bechtel, A. R. 1921. The floral anatomy of the Urticales. *Amer. J. Bot. 8:* 386-10.

Beck, C. B. (ed.) 1976. *Origin and early evolution of angiosperms*. Columbia University Press, New York.

Behnke, H.-D. 1976. Ultrastructure of sieveelement plastids in Caryophyllales (Centrospermae), evidence for the delimitation and classification of the order. *Plant Syst. Evol.* 126: 31-54.

Behnke, H.-D. 1994. Sieve-element plastids: their significance for the evolution and systematics of the order. In *Caryophyllales: evolution and systematics*, H.-D. Behnke and T. J. Mabry (eds.), 87-121. Springer-Verlag, Berlin.

Behnke, H.-D. and W. Barthlott. 1983. New evidence from the ultrastructural and micromorphological fields in angiosperm classification. *Nordic J. Bot.* 3: 43-66.

Behnke, H.-D. and T. J. Mabry (eds.). 1994. *Caryophyllales: evolution and systematics*. Springer-Verlag, Berlin.

Bell, C. D., E. J. Edwards, S.-T. Kim, and M. J. Donoghue. 2001. Dipsacales phylogeny based on chloroplast DNA sequences. *Harvard Pap. Bot. 6:* 481-199.

Bello, M. A., M. W. Chase, R. G. Olmstead, N. Rønsted, and D. Albach. 2002. The páramo endemic *Aragoa* is the sister genus of *Plantago* (Plantaginaceae; Lamiales): evidence from plastid *rbcL* and nuclear ribosomal ITS sequence data. *Kew Bull.* 57: 585-597.

Bennett, J. R. and S. Mathews. 2006. Phylogeny of the parasitic plant family Orobanchaceae inferred from phytochrome A. *Amer. J. Bot.* 93: 1039-1051.

Bensel, C. R. and B. F. Palser. 1975. Floral anatomy in the Saxifragaceae sensu lato. III. Kirengeshomoideae, Hydrangeoideae, and Escallonioideae. *Amer. J. Bot.* 62: 676-687.

Benson, N. L. 1982. *The cacti of the United States and Canada*. Stanford University Press, Stanford.

Benzing, D. H. 1980. *The biology of the bromeliads*. Mad River Press, Eureka, CA.

Benzing, D. H., J. Seemann and A. Renfrow. 1978. The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *Amer. J. Bot.* 65: 359-365.

Berg, C. C. 1977. Urticales, their differentiation and systematic position. *Plant Syst. Evol,* Suppl. 1: 349-374.

Berg, C. C. 1978. Cecropiaceae, a new family of the Urticales. *Taxon* 27: 39-44.

Berg, C. C. 1989. Systematics and phylogeny of the Urticales. In *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 193-200. Clarendon Press, Oxford.

Berg, R.Y. 1996. Development of ovule, embryo sac, and endosperm in *Dipterostemonx* and *Dichelostemma* (Alliaceae) relative to taxonomy. *Amer.J. Bot.* 83: 790-801.

Berry, P. E., W. J. Hahn, K. J. Sytsma, J. C. Hall, and A. Mast. 2004. Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) based on noncoding nuclear and chloroplast DNA data. *Amer. J. Bot.* 91: 601-614.

Bessey, C. E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2:109-164.

Bharatham, G. and E. A. Zimmer. 1995. Early branching events in monocotyledons: partial 18S ribosomal DNA sequence analysis. In *Monocotyledons: systematics and evolution*, P. J. Rudell, P. J. Cribb, D. F. Cutler and C. J. Humphries (eds.), 81-107. Royal Botanic Gardens, Kew.

Bidartondo, M. I. and T. D. Bruns. 2001. Extreme specificity in epiparasitic Monotropoideae (Ericaceae): widespread phylogenetic and geographical structure. *Mol. Ecol.* 10: 2285-2295.

Bigazzi, M. 1989. Ultrastructure of nuclear inclusions and the separation of Verbenaceae and Oleaceae (including *Nyctanthes*). *Plant Syst. Evol.* 163:1-12.

Bittrich, V. 1993a. Caryophyllaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2. Magnolüd, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 206-236. Springer-Verlag, Berlin.

Bittrich, V. 1993b. Introduction to Centrospermae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnolüd, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 13-19. Springer-Verlag, Berlin.

Bittrich, V. 1990. Systematic studies in Aizoaceae. *Mittelungen aus dem Institut für Allgemeine Botanik Hamnburg* 23b: 491- 507.

Bittrich, V. and H. Hartmann. 1988. The Aizoaceae: a new approach. *Boll. J. Linn. Soc.* 97: 239-254.

Bittrich, V. and U. Kühn. 1993. Nyctaginaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnolüd, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 473-486. Springer-Verlag, Berlin.

Bittrich, V. and M. Struck. 1989. What is primitive in Mesembryanthemaceae? *S. Afr.J. Bot.* 55:321-331.

Blackwell, W. H. 1977. The subfamilies of the Chenopodiaceae. *Taxon* 26: 395-397.

Blattner, F. R. and J. W. Kadereit. 1995. Three intercontinental disjunctions in Papaveraceae subfamily Chelidonioideae: evidence from chloroplast DNA. *Plant Syst. Evol.* Suppl. 9:147-157.

Bobrov, A. V. F. Ch., P. K. Endress, A. P. Melikian, M. S. Romanov, A. N. Sovokin, and A. Palmarola Bijerando. 2005. Fruit structure of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 148: 265-274.

Boesewinkel, F. D. 1988. The seed structure and taxonomic relationships of *Hypseocharis Remy*. *Acta Bot. Neerl.* 37: 111-120.

Boeshore, I. 1920. The morphological continuity of Scrophulariaceae and Orobanchaceae. *Contr. Bot. Lab. Morris Arbor.* 5:139-177.

Bogle, A. L. 1969. The genera of Portulacaceae and Basellaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 50: 566-598.

Bogle, A. L. 1970. The genera of Molluginaceae and Aizoaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 51: 431-62.

Bogle, A. L. 1974. The genera of Nyctaginaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 55: 1-37.

Bogler, D. J. 1998. Nolinaceae. In The *families and genera of vascular plants*, vol 3. Flowering plants-Monocotyledons, K. Kubitzki (ed.), 392-397. Springer-Verlag, Berlin.

Bogler, D. J. and B. B. Simpson. 1995. A chloroplast DNA study of the Agavaceae, *Syst. Bot.* 20: 191-205.

Bogler, D. J. and B. B. Simpson. 1996. Phylogeny of Agavaceae based on ITS rDNA sequence variation. *Amer.J. Bot.* 83:1225-1235.

Bogler, D. J., J. C. Pires, and J. Francisco-Ortega. 2006. Phylogeny of Agavaceae based on *ndhF, rbcL*, and TTS sequences: implications of molecular data for classification. *Aliso* 22: 313-328.

Bogner, J. and S. J. Mayo. 1998. Acoraceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 7-11. Springer-Verlag, Berlin.

Bogner, J. and D. H. Nicolson. 1991. A revised classification of Araceae with dichotomous keys. *Willdenowia* 21: 35-50.

Bohs, L. and R. G. Olmstead. 1997. Phylogenetic relationships in *Solanum* (Solanaceae) based on *ndhF* sequences. *Syst. Bot.* 22: 5-17.

Boke, N. H. 1964. The cactus gynoecium: a new interpretation. *Amer. J. Bot.* 51: 598-610.

Bonsen, K. and B. J. H. ter Welle. 1983. Comparative wood and leaf anatomy of the Cecropiaceae (Urticales). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, Ser. 4, 5 (sect. B, Adansonia, No. 2): 151-177.

Boothroyd, L. E. 1930. The morphology and anatomy of the inflorescence and flower of the Platanaceae. *Amer.J. Bot.* 17: 678-693.

Borstein, A. J. 1991. The Piperaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.*, Suppl. 1: 349-366.

Bortiri, E., S.-H. Oh, J. Jiang, S. Baggett, A. Granger, C. Weeks, M. Buckingham, D. Potter, and D. E. Parfitt. 2001. Phylogeny and systematics of *Prunus* (Rosaceae) as determined by sequence analysis of ITS and chloroplast *trnL-trnF* spacer DNA. *Syst. Bot.* 26: 797-807.

Bos, J. 1998. Dracaenaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 3. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 238-241. Springer-Verlag, Berlin.

Boucher, L. D., S. R. Manchester, and W. S. Judd. 2003. An extinct genus of Salicaceae based on twigs with attached flowers, fruits, and foliage from the Eocene Green River formation of Utah and Colorado, USA. *Amer.J. Bot.* 90:1389-1399.

Bouman, F. 1995. Seed structure and systematics in Dioscoreales. In *Monocotyledons: systematics and evolution*, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 139-156. Royal Botanic Gardens, Kew.

Bowe, L. M., G. Coat, and C. W. dePamphilis. 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are conifers. *Proc. National Acad. Sci. USA 97:* 4092-4097.

Brandbyge, J. 1993. Polygonaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 531-544. Springer-Verlag, Berlin.

Bremekamp, C. E. B. 1965. Delimitation and subdivision of the Acanthaceae. *Bull. Bot. Surv. India 7:* 21-30.

Bremer, B. 1996. Phylogenetic studies within Rubiaceae and relationships to other families based on molecular data. *Opera Bot. Belg. 7:* 33-50.

Bremer, B. and R. K. Jansen. 1991. Comparative restriction site mapping of chloroplast DNA implies new phylogenetic relationships within the Rubiaceae. *Acta Bot. Neerl.* 15: 1-33.

Bremer, B. and L. Struwe. 1992. Phylogeny of the Rubiaceae and Loganiaceae: congruence or conflict between morphological and molecular data? *Amer.J. Bot. 79:* 1171-1184.

Bremer, B., K. Andreasen, and D. Olsson. 1995. Subfamilial and tribal relationships in the Rubiaceae based on *rbcL* sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 383-397.

Bremer, B., K. Bremer, N. Heidari, P. Erixon, R. G. Olmstead, A. A. Anderberg, M. Källersjö, and E. P. Barkhordarian. 2002. Phylogenetics of asterids based on 3 coding and 3 noncoding chloroplast DNA markers and the utility of noncoding DNA at higher taxonomic levels. *Mol Phylo. Evol.* 24: 274-301.

Bremer, B., R. G. Olmstead, L. Struwe, and J. A. Sweere. 1994. *rbcL* sequences support exclusion of *Retzia, Desfontainia,* and *Nicodemia* from the Gentianales. *Plant Syst. Evol.* 190: 213-230.

Bremer, B., R. K. Jansen, B. Oxelman, M. Backlund, H. Lautz, and K.-J. Kim. 1999. More characters or more taxa for a robust phylogeny: case study from the coffee family (Rubiaceae). *Syst. Biol.* 48: 413-35.

Bremer, K. 1987. Tribal interrelationships of the Asteraceae. *Cladistics* 3: 210-253

Bremer, K. 1994. *Asteraceae: cladistics and classification.* Timber Press, Portland, OR.

Bremer, K. 1996. Major clades and grades of the Asteraceae. In *Compositae: systematics.* Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, D. J. N. Hind and H. J. Beentje (eds.), 1-7. Royal Botanic Gardens, Kew.

Bremer, K. and R. K. Jansen. 1992. A new subfamily of the Asteraceae. *Ann. Missouri Bot. Gard. 79:* 414-415.

Brett, D. W. 1964. The inflorescence of *Fagus* and *Castanea* and the evolution of the cupules of the Fagaceae. *New Phytol.* 63: 96-117.

Briggs, B. G. and L. A. S. Johnson. 1998a. New genera and species of Australian Restionaceae (Poales). *Telopea 7:* 345-373.

Briggs, B. G. and L. A. S. Johnson. 1998b. A guide to a new classification of Restionaceae and allied families. In *Australian rushes: biology, identification and conservation of Restionaceae and allied families,* K. A. Meney and J. S. Pate (eds.), 25-56. University of Western Australia Press, Perth.

Briggs, B. G., A. D. Marchant, S. Gilmore, and C. L. Porter. 2000. A molecular phylogeny of Restionaceae and allies. In *Monocots: systematics and evolution,* K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 661-671. CSIRO, Collingwood, Australia.

Brizicky, G. K. 1961a. The genera of Turneraceae and Passifloraceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 42: 204-218

Brizicky, G. K. 1961b. The genera of Violaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 42: 321-333.

Brizicky, G. K. 1962a. The genera of Anacardiaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 43: 359-375.

Brizicky, G. K. 1962b. The genera of Rutaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 43: 1-22.

Brizicky, G. K. 1962c. The genera of Simaroubaceae and Burseraceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 43: 173-186.

Brizicky, G. K. 1963. The genera of Sapindaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 44: 462-501.

Brizicky, G. K. 1964a. The genera of Celastrales in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 45: 206-234.

Brizicky, G. K. 1964b. The genera of Rhamnaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 45: 439-463.

Brizicky, G. K. 1964c. The genera of Cistaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 45: 346-357.

Brizicky, G. K. 1965a. The genera of Tiliaceae and Elaeocarpaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 46: 286-307.

Brizicky, G. K. 1965b. The genera of Vitaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 46: 48-67.

Brizicky, G. K. 1966a. The genera of Sterculiaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 47: 60-74.

Brizicky, G. K. 1966b. The Goodeniaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 47: 293-300.

Brown, G. K. and G. S. Varadarajan. 1985. Studies in Caryophyllales I: Reevaluation of classification of Phytolaccaceae s. 1. *Syst. Bot.* 10: 49-63.

Brown, G. K. and A. J. Gilmartin. 1989. Stigmarypes in the Bromeliaceae. A systematic study. *Syst. Bot.* 14:110-132.

Bruhl, J. J. 1995. Sedge genera of the world: relationships and a new classification of the Cyperaceae. *Austr. Syst. Bot.* 8: 125-305.

Bruneau, A., F. Forest, P. S. Herendeen, B. B. Klitgaard, and G. P. Lewis. 2001. Phylogenetic relationships in the Caesalpinioideae (Leguminosae) as inferred from chloroplast *trnL* intron sequences. *Syst. Bot.* 26: 487-514.

Brunsfeld, S. J., D. E. Soltis and P. S. Soltis. 1992. Evolutionary patterns and processes in *Salix* sect. *Longifoliae:* evidence from chloroplast DNA. *Syst. Bot.* 17: 239-256.

Bult, C. J. and E. A. Zimmer. 1993. Nuclear ribosomal RNA sequences for inferring tribal relationships within Onagraceae. *Syst. Bot,* 18: 48-63.

Burger, W. C. 1977. The Piperales and the monocots: alternative hypothesis for the origin of the monocotyledon flower. *Bot. Rev.* 43: 345-393.

Burger, W. C. 1988. A new genus of Lauraceae from Costa Rica with comments on problems of generic and specific delimitation within the family. *Brittonia* 40: 275-282.

Burleigh, J. G. and S. Mathews. 2004. Phylogenetic signal in nucleotide data from seed plants: implications for resolving the seed plant tree of life. *Amer. J. Bot.* 91: 1599-1613.

Burns-Balogh, P. and V. A. Funk. 1986. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae. *Smithsonian Contr. Bot.* 61: 1-79.

Burtt, B. L. 1977. Classification above the genus, as exemplified by Gesneriaceae, with parallels from other groups. *Plant. Syst. Evol.*, Suppl. 1: 97-109.

Butterworth, C. A. and R. S. Wallace. 2005. Molecular phylogenetics of the leafy cactus genus *Pereskia* (Cactaceae). Syst. Bot. 30: 800-808.

Buzgo, M., P. S. Soltis, and D. E. Soltis. 2004. Floral developmental morphology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Int. J. Plant Sci.* 165: 925-947.

Caddick, L. R., P. J. Rudall, P. Wilkin, and M. W. Chase. 2000. Yams and their allies: systematics of Dioscoreales. In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 475-487. CSIRO, Collingwood, Australia.

Caddick, L. R., J. R. Rudall, P. Wilkin, T. A. J. Hedderson, and M. W. Chase. 2002a. Phylogenetics of Dioscoreales based on combined analyses of morphological and molecular data. *Bot. J. Linn. Soc.* 138: 123-144.

Caddick, L. R., P. Wilkin, P. J. Rudall, T. A. J. Hedderson, and M. W. Chase. 2002b. Yams reclassified: a recircumscription of Dioscoreaceae and Dioscoreales. *Taxon* 51: 103-114.

Calder, D. M. and P. Bernhard. 1983. *The biology of mistletoes*. Academic Press, New York.

Cameron, K. M. 2006. A comparison and combination of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences for inferring phylogenetic relationships within Orchidaceae. *Aliso 22:* 447-464.

Cameron, K. M. and M. W. Chase. 2000. Nuclear 18S rDNA sequences of Orchidaceae confirm the subfamilial status and circumscription of Vanilloideae. In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 457-464. CSIRO, Collingwood, Australia.

Cameron, K. M. and C.-X. Fu. 2006. A nuclear rDNA phylogeny of *Smilax* (Smilacaceae). *Aliso* 22: 598-605.

Cameron, K. M., M. W. Chase, W. M. Whitten, P. J. Kores, D. C. Jarrell, V. A. Albert, T. Tukawa, H. G. Hills and D. H. Goldman. 1999. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from *rbcL* nucleotide sequences. *Amer. J. Bot.* 86: 208-224.

Cameron, K. M., K. J. Wurdack, and R. W. Jobson. 2002. Molecular evidence for the common origin of snaptraps among carnivorous plants. *Amer. J. Bot.* 89: 1503-1509.

Campbell, C. S. 1985. The subfamilies and tribes of Gramineae (Poaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 66: 123-199.

Campbell, C. S., B. G. Baldwin, M. J. Donoghue and M. F. Wojciechowski. 1995. A phylogeny of the genera of Maloideae (Rosaceae): evidence from internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA sequences and congruence with morphology. *Amer. J. Bot.* 82: 903-918.

Campbell, C. S., R. C. Evans, D. R. Morgan, T. A. Dickinson, and M. P. Arsenault. 2007. Phylogeny of subtribe Pyrinae (formerly the Maloideae, Rosaceae): limited resolution of a complex evolutionary history. *Plant Syst. Evol.* 266: 119-145.

Canright, J. E. 1952. The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. I. Trends in specialization in the stamens. *Amer. J. Bot.* 39: 484-497.

Canright, J. E. 1953. The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. II. Significance of the pollen. *Phytomorphology* 3: 355-365.

Canright, J. E. 1960. The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. III. Carpels. *Amer. J. Bot.* 47: 145-155. Cantino, P. D. 1982. Affinities of the Lamiales: a cladistic analysis. Syst *Bot. 7:* 237-248.

Cantino, P. D. 1990. The phylogenetic significance of stomata and trichomes in the Labiatae and Verbenaceae. *J. Arnold Arbor.* 71: 323-370.

Cantino, P. D. 1992a. Evidence for a polyphyletic origin of the Labiatae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 361-379.

Cantino, P. D. 1992b. Toward a phylogenetic classification of the Labiatae. In *Advances in labiate science*, R. M. Harley and T. Reynolds (eds.), 27-32. Royal Botanic Gardens, Kew.

Cantino, P. D. and R. W. Sanders. 1986. Subfamilial classification of Labiatae. *Syst. Bot.* 11: 163-185.

Cantino, P. D., R. M. Harley, and S. J. Wagstaff. 1992. Genera of Labiatae: status and classification. In *Advances in labiate science*, R. M. Harley and T. Reynolds (eds.), 511-522. Royal Botanic Garden, Kew.

Garis, P. and E. F. Smets. 2004. A floral ontogenetic study on the sister group relationship between the genus *Samolus* (Primulaceae) and the Theophrastaceae. *Amer. J. Bot.* 91: 627-643.

Carlquist, S. 1976a. Tribal interrelationships and phylogeny of the Asteraceae. *Aliso* 8: 465-92.

Carlquist, S. 1976b. *Alexgeorgea*, a bizarre new genus of Restionaceae from Western Australia. *Austr. J. Bot.* 24: 281-295.

Carolin, R. C. 1983. The trichomes of the Chenopodiaceae and Amaranthaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 103: 451-466.

Carolin, R. C. 1987. A review of the family Portulacaceae. *Austr. J. Bot.* 35: 383-412.

Carolin, R. C. 1993. Portulacaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 554-555. Springer-Verlag, Berlin.

Carolin, R. C., S. W. L. Jacobs and M. Vesk. 1975. Leaf structure in Chenopodiaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 95: 226-255.

Carpenter, R. J., R. S. Hill, and G. J. Jordan. 2005. Leaf cuticular morphology links Platanaceae and Proteales. *Int. J. Plant Sci.* 166: 843-855.

Chadwell, T. B., S. J. Wagstaff, and P. D. Cantino. 1992. Pollen morphology of *Phryma* and some putative relatives. *Syst. Bot.* 17: 210-219.

Chakravarty H. L. 1958. Morphology of the staminate flowers in the Cucurbitaceae with special reference to the evolution of the stamens. *Lloydia* 21: 49-87.

Chanderbali, A. S., H. van der Werff, and S. S. Renner. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 104-134.

Chandler, G. T. and G. M. Plunkett. 2004. Evolution in Apiales: Nuclear and chloroplast markers together in (almost) perfect harmony. *Bot. J. Linn. Soc.* 144: 123-147.

Channell, R. B. and C. E. Wood, Jr. 1959. The genera of the Primulales of the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 40: 268-288.

Channell, R. B. and C. E. Wood, Jr. 1962. The Leitneriaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 43: 435-38.

Chappill, J. A. 1994. Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit hypothesis. In *Advances in legume systematics*, part 7, M. D. Crisp and J. J. Doyle (eds.), 1-9. Royal Botanic Gardens, Kew.

Chase, M. W. 2004. Monocot relationships: an overview. *Amer. J. Bot.* 91: 1645-1655.

Chase, M. W. and 41 others. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528-580.

Chase, M. W. and 10 others. 1995a. Molecular systematics of Lilianae. In *Monocotyledons: systematics and evolution*, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 109-137. Royal Botanic Gardens, Kew.

Chase, M. W., D. W. Stevenson, P. Wilkin, and P. J. Rudall. 1995b. Monocot systematics: a combined analysis. In *Monocotyledons: systematics and evolution*, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler and C. J. Humphries (eds.), 109-137. Royal Botanic Gardens, Kew.

Chase, M. W., P. J. Rudall, and J. G. Conran. 1996. New circumscriptions and a new family of asparagoid lilies. Genera formerly included in Anthericaceae. *Kew Bull.* 57: 667-680.

Chase, M. W., C. M. Morton, and J. A. Kallunki. 1999. Phylogenetic relationships of Rutaceae: a cladistic analysis of the subfamilies using evidence from *rbcL* and *atpB* sequence variation. *Amer. J. Bot.* 86: 1191-1199.

Chase, M. W and 12 others. 2000. In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wilson and D. A. Morrison, (eds.), 3-16. CSIRO, Collingwood, Australia.

Chase, M. W., S. Zmarty, M. D. Lledó, K. J. Wurdack, S. M. Swensen, and M. F. Fay. 2002. When in doubt, put it in Flacourtiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid *rbcL* DNA sequences. *Kew Bull.* 57: 141-181.

Chase, M. W. and 20 others. 2006. Multigene analyses of monocot relationships: a summary. *Aliso 22:* 63-75.

Chaw, S. M., A. Zharkikh, H. M. Sung, T. C. Lau, and W. H. Li. 1997. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: analysis of nuclear 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* 14: 56-68.

Chen, Z.-O., S. R. Manchester, and H.-Y. Sun. 1999. Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequences, morphology, and paleobotany. *Amer. J. Bot.* 86:1168-1181.

Cieslak, T., J. S. Polepallli, A. White, K. Müller, T. Borsch, W. Barthlort, J. Steiger, A. Marchant, and L. Legendre. 2005. Phylogenetic analysis *of Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. *Amer.J. Bot.* 92:1723-1736.

Civeyrel, L., A. LeThomas, K. Ferguson, and M. W. Chase. 1998. Critical reexamination of palynological characters used to delimit Asclepiadaceae in comparison to the molecular phylogeny obtained from plastid *matK* sequences. *Mol. Phylog. Evol.* 9: 517-527.

Clark, L. G., W. Zhang, and J. F. Wendel. 1995. A phylogeny of the grass family (Poaceae) based on *ndhF* sequence data. *Syst. Bot.* 20: 436-460.

Clark, L. G. and E. J. Judziewicz. 1996. The grass subfamilies Anomochlooideae and Pharoideae (Poaceae). *Taxon* 45: 641-645.

Clark, L. G. and R. W. Pohl. 1996. Agnes Chase's first book of grasses. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.

Clark, L. G., M. Kobayashi, S. Mathews, R. E. Spangler, and E. A. Kellogg. 2000. The Puelioideae, a new subfamily of Poaceae. *Syst. Bot.* 25: 181-187.

Classen-Bockhoff, R. 1991. Untersuchungen zur Konstruktion des Bestäubungsapparates von *Thalia geniculata* (Marantaceen). *Bot. Acta* 104:183-193.

Clausing, G., K. Meyer, and S. S. Renner. 2000. Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within Melastomataceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 133: 303-326.

Clausing, G. and S. S. Renner. 2001. Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *Amer. J. Bot.* 88: 486-498.

Clayton, W. D. and S. A. Renvoize. 1986. Genera Graminum. Grasses of the world. *Kew Bull Add. Ser.* 13.

Clement, W. L., M. C.Tebbitt, L. L. Forrest, J. E. Blair, L. Brouillet, T. Eriksson, and S. M. Swensen. 2004. Phylogenetic position and biogeography of *Hillebrandia sandwicensis* (Begoniaceae): a rare Hawaiian *relict.Amer. J. Bot.* 91: 905-917.

Clevinger, C. C. and J. L. Panero. 1998. Phylogenetic relationships of North American Celastraceae based on *ndhF* sequence data. *Amer.J. Bot.* 85(6) Suppl.: 120.

Cocucci, A. A. 2004. Oxalidaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 285-290. Springer-Verlag, Berlin.

Conran, J. G. 1998. Smilacaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 417-422. Springer-Verlag, Berlin.

Conran, J. G. 1989. Cladistic analyses of some net-veined Liliiflorae. *Plant Syst. Evol.* 168: 123-141.

Conran, J. G. and M. N. Tamura. 1998. Convallariaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 3, Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubistzki (ed.), 186-198. Springer-Verlag, Berlin.

Constance, L. 1971. History of the classification of Umbelliferae (Apiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 64, Suppl. 1: 1-11.

Conti, E. 1994. Phylogenetic relationships of Onagraceae and Myrtales: evidence from *rbcL* sequence data. Ph.D. Dissertation, University of Wisconsin, Madison.

Conti, E., A. Fischback, and K. J. Sytsma. 1993. Tribal relationships in Onagraceae: implications from *rbcL* data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 672-685.

Conti, E., A. Litt, and K. J. Sytsma. 1996. Circumscription of Myrtales and their relationship to other rosids: evidence from rbcL sequence data. *Amer.J. Bot.* 83: 221-233.

Conti, E., A. Litt, P. G. Wilson, S. A. Graham, B. G. Briggs, L. A. S. Johnson, and K. J. Sytsma. 1997. Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. *Syst. Bot.* 22: 629-647.

Cook, C. D. K. 1982. Pollination mechanisms in the Hydrocharitaceae. In *Studies on aquatic vascular plants*, J. J. Symoens, S. S. Hooper, and P. Compère (eds.), 1-5. Royal Botanical Society of Belgium, Brussels.

Cook, C. D. K. 1998. Hydrocharitaceae and Pontederiaceae. In *The families and genera of vascular plants.*, vol 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 234-248, 395-403. Springer-Verlag, Berlin.

Cosner, M. E., R. K. Jansen, and T. G. Lammers. 1994. Phylogenetic relationships in the Campanulales based on *rhcL* sequences. *Plant Syst. Evol.* 190: 79-95.

Cox, A. V., A. M. Pridgeon, V. A. Albert, and M. W. Chase. 1997. Phylogenetics of the slipper orchids (Cypripedioideae, Orchidaceae): nuclear rDNA ITS sequences. *Plant Syst. Evol.* 208: 197-223.

Cox, P. A. and P. B. Tomlinson. 1988. Pollination ecology of a seagrass, *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) in St. Croix. *Amer. J. Bot.* 75: 958-965.

Cox, P. A. and C. J. Humphries. 1993. Hydrophilous pollination and breeding system evolution in seagrasses: a phylogenetic approach to the evolutionary ecology of the Cymodoceaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 113: 217-226.

Crane, P. 1989. Early fossil history and evolution of the Betulaceae. In *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 87-116. Clarendon Press, Oxford.

Crane, P. and S. Blackmore (eds.). 1989. *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*, vol. l, Introduction and "lower" Hamamelidae, and vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vols. 40A and B. Clarendon Press, Oxford.

Crane, P. E, E. M. Friis, and K. R. Pedersen. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.

Crayn, D. M. and C. J. Quinn. 2000. The evolution of the *atpB-rhcL* intergenic spacer in the epacrids (Ericales) and its systematic and evolutionary implications. *Mol. Phylog. and Evol.* 16: 238-252.

Crayn, D. M., K. A. Kron, P. A. Gadek, and C. J. Quinn. 1998. Phylogenetics and evolution of epacrids: a molecular analysis using the plastid gene *rbcL* with a reappraisal of the position of *Lebetanthus. Austr. J. Bot.* 46: 187-200.

Crisci, J., E. A. Zimmer, P. C. Hoch, G. B. Johnson, C. Mudd, and N. S. Pan. 1990. Phylogenetic implications of ribosomal DNA restriction site variation in the plant family Onagraceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 523-538.

Croat, T. B. 1980. Howering behavior of the neotropical genus *Anthurium* (Araceae). *Amer.J. Bot. 67:* 888-904.

Cronquist, A. 1944. Studies in the Simaroubaceae. IV. Resume of the American genera. *Brittonia* 5: 128-147.

Cronquist, A. 1955. Phylogeny and taxonomy of the Compositae. *Amer. Midl. Nat.* 53: 478-511.

Cronquist, A. 1968. *The evolution and dassification of flowering plants.* Houghton Mifflin, Boston.

Cronquist, A. 1977. The Compositae revisited. *Brittonia* 19:137-153.

Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia University Press, NewYork.

Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*, 2nd ed. New York Botanical Garden, Bronx.

Cuénoud, P. 2003. Introduction to expanded Caryophyllales. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 5, Malvales, Capparales, and nonbetalain Caryophyllales, K. Kubitzki and C. Bayer (eds.), 1-4. Springer-Verlag, Berlin.

Cuénoud, P, V. Savolainen, L. W. Chatrou, M. Powell, R. J. Grayer, and M. W. Chase. 2002. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear rDNA and plastid *rbcL, atpB,* and *matK* sequences. *Amer. J. Bot.* 89: 132-144.

Cullings, K. W. and T. D. Bruns. 1992. Phylogenetic origin of the Monotropoideae inferred from partial 28S ribosomal RNA gene sequences. *Canad. J. Bot.* 70: 1703-1708.

Dahlgren, G. 1989. The last Dalhgrenogram System of classification of the dicotyledons. In *Plant taxonomy, phytogeography, and related subjects*, K.Tan (ed.), 249-250. Edinburgh University Press, London.

Dahlgren, R. M. T. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nordic. J. Bot.* 3: 119-149.

Dahlgren, R. M. T. 1988. Rhizophoraceae and Anisophyllaceae: summary statement, relationships. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1259-1277.

Dahlgren, R. M. T. and H. T. Clifford. 1982. *The monocotyledons: a comparative study.* Academic Press, London.

Dahlgren, R. M. T. and F. N. Rasmussen. 1983. Monocotyledon evolution: characters and phylogenetic estimation. *Evol. Biol.* 16: 255-395.

Dahlgren, R. M. T. and R. F. Thorne. 1984. The order Myrtales: Circumscription, variation, and relationships. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 633-699.

Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford, and P. F. Yeo. 1985. *The families of the monocotyledons.* Springer-Verlag, Berlin.

D'Arcy, W. 1979. The classification of the Solanaceae. In *The biology and taxonomy of the Solanaceae*, J. G. Hawkes, R. N. Lester, and A. D. Skelding (eds.), 3-48. Academic Press, London.

D'Arcy, W. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. In *Solanaceae 3: taxonomy, chemistry, evolution*, J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee, and N. Estrada (eds.), 75-137. Royal Botanic Garden, Kew.

Datwyler, S. L. and G. D Weiblen. 2004. On the origin of the fig: phylogenetic relationships of Moraceae from *ndhf* sequences. *Amer. J. Bot.* 91: 767-777.

Davis, C. C. and M. W. Chase. 2004. Elatinaceae are sister to Malpighiaceae, Peridiscaceae belong to Saxifragales. *Amer. J. Bot.* 91: 262-273.

Davis, C. C., W. R. Anderson, and M. J. Donoghue. 2001. Phylogeny of Malpighiaceae: evidence from chloroplast *ndhF* and *tmL-F* nucleotide sequences. *Amer. J. Bot.* 88: 1830-1846.

Davis, C. C., C. O. Webb, K. J. Wurdack, C. A. Jaramillo, and M. J. Donoghue. 2005. Explosive radiation of Malpighiales supports a Mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *Amer. Naturalist* 165: E36-E65.

Davis, J. I. 1995. A phylogenetic structure for the Monocotyledons, as inferred from chloroplast DNA restriction site variation, and a comparison of measures of clade support. *Syst. Bot.* 20: 503-527.

Davis, J. I. and 12 others. 2004. A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbcL* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values. Syst. *Bot.* 29: 467-510.

Dayanandan, S., P. S. Ashton, S. M. Williams and R. B. Primack. 1999. Phylogeny of the tropical tree family Dipterocarpaceae based on nucleotide sequences of the chloroplast *rbcL gene*. *Amer.J. Bot.* 86: 1182-1190.

de Bruijn, A., V. A. Cox, and M. W. Chase. 1995. Molecular systematics of Asphodelaceae (Asparagales; Lilianae). *Amer. J. Bot.* 82 (6) Suppl.: 124.

de Buhr, L. E. 1975. Phylogenetic relationships of the Sarraceniaceae. *Taxon* 24: 297-306.

de Lange, A. and F. Bouman. 1992. Seed micromorphology of the genus *Begonia* in Africa: taxonomic and ecological implications. In *Studies in Begoniaceae III*, J. J. F. E. de Wilde (ed.), 1-82. Wageningen Agric. University Pap. Wageningen, The Netherlands.

de Pamphilis, C. W. and N. D. Young. 1995. Evolution of parasitic Scrophulariaceae/Orobanchaceae: evidence from sequences of chloroplast ribosomal protein gene *rps2* and a comparision with traditional classification schemes. *Amer. J. Bot.* 82(6) Suppl.: 126.

de Pamphilis, C. W., N. D. Young, and A. D. Wolfe. 1997. Evolution of plastid gene *rps2* in a lineage of hemiparasitic and holoparasitic plants: many losses of photosynthesis and complex patterns of rate variation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 7362-7372.

de Wilde, W. J. J. O. 1971. The systematic position of the tribe Paropsieae, in particular the genus *Ancistrothyrsus*, and a key to the genera of Passifloraceae. *Blumea* 19: 99-104.

de Wilde, W. J. J. 0.1974. The genera of the tribe Passifloreae (Passifloraceae) with special reference to flower morphology. *Blumea* 22: 37-50.

den Hartog, C. 1975. Thoughts about the taxonomical relationships within the Lemnaceae. *Aquatic Bot.* 1: 407-416.

Denton, M. E. 1973. A monograph of *Oxalis*, section *lonoxalis* (Oxalidaceae) in North America. *Publ. Mus. Michigan State University, Biol. Ser.* 4: 455-615.

Dickison, W. C. 1981. The evolutionary relationships of the Leguminosae. In *Advances in legume systematics*, part 1, R. M. Polhill and P. H. Raven (eds.), 35-54. Royal Botanic Gardens, Kew.

Dietrich, W., W. L. Wagner and P. H. Raven. 1997. Systematics of *Oenothera* section *Oenothera* subsection *Oenothera* (Onagraceae). *Syst. Bot. Monogr.* 50:1-234.

Dücher, D. L. 1989. The occurrence of fruits with affinities to Ceratophyllaceae in lower and mid-Cretaceous sediments. *Amer. J. Bot.* 76: 162.

Dobbins, D. R. 1971. Studies on the anomalous cambial activity in *Doxantha unguiscati* (Bignoniaceae). II. A case of differential production of secondary tissues. *Amer. J. Bot.* 58: 697-705.

Donoghue, M. J. 1980. Flowering times in *Viburnum*. *Arnoldia* 40: 2-22.

Donoghue, M. J. 1981. Growth patterns in woody plants with examples from the genus *Viburnum*. *Arnoldia* 41: 2-23.

Donoghue, M. J. 1983a. A preliminary analysis of phylogenetic relationships in *Viburnum* (Caprifoliaceae s. L). *Syst. Bot.* 8: 45-58.

Donoghue, M. J. 1983b. The phylogenetic relationships of *Viburnum*. In *Advances in cladistics*, vol. 2, N. I. Platnick and V. A. Funk (eds.), 143-166. Columbia University Press, New York.

Donoghue, M. J. 1985. Pollen diversity and exine evolution in *Viburnum* and the Caprifoliaceae sensu lato. *J. Arnold Arbor.* 66: 421-469.

Donoghue, M. J. and J. A. Doyle. 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. In *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 1, Introduction and "lower" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40A, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 17-45. Clarendon Press, Oxford.

Donoghue, M. J., R. G. Olmstead, J. F. Smith and J. D. Palmer. 1992. Phylogenetic relationships of Dipsacales based on *rbcL* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 333-345.

Donoghue, M. J., T. Eriksson, P. A. Reeves, and R. G. Olmstead. 2001. Phylogeny and phylogenetic taxonomy of Dipsacales, with special reference to *Sinadoxa* and *Tetradoxa* (Adoxaceae). *Harvard Pap. Bot. 6:* 459-479.

Donoghue, M. J., C. D. Bell, and R. C. Winkworth. 2003. The evolution of reproductive characters in Dipsacales. *Int. J. Plant Sci.* 164 (Suppl.): S453-S464.

Donoghue, M. J., B. G. Baldwin, J. Li, and R. C. Winkworth. 2004. *Viburnum* phylogeny based on chloroplast *trnK* intron and nuclear ribosomal ITS DNA sequences. *Syst. Bot.* 29:188-198.

Downie, S. R. and J. D. Palmer. 1992. Restriction site mapping of the chloroplast DNA inverted repeat: a molecular phylogeny of the Asteridae. *Ann. Missouri Bot. Gard. 79:* 238-266.

Downie, S. R. and J. D. Palmer. 1994a. A chloroplast DNA phylogeny of the Caryophyllales based on structural and inverted repeat restriction site variation. Syst. Bot. 19: 236-252.

Downie, S. R. and J. D. Palmer. 1994b. Phylogenetic relationships using restriction site variation of the chloroplast DNA inverted repeat. In *Caryophyllales: evolution and systematics*, H.-D. Behnke and T. J. Mabry (eds.), 223-233. Springer-Verlag, Berlin.

Downie, S. R., D. S. Katz-Downie and K.-J. Cho. 1997. Relationships in the Caryophyllales as suggested by phylogenetic analysis of partial chloroplast DNA *ORF2280* homolog sequences. *Amer. J. Bot.* 84: 253-273.

Downie, S. R., S. Ramanath, D. S. Katz-Downie and E. Lianas. 1998. Molecular systematics of Apiaceae subfamily Apioideae: phylogenetic analysis of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer and plastid *RPOC1* intron sequences. *Amer. J. Bot.* 85: 563-591.

Downie, S. R., D. S. Katz-Downie, and M. F. Watson. 2000. A phylogeny of the flowering plant family Apiaceae based on chloroplast DNA *rpl16* and *rpoCl* intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily Apioideae. *Amer. J. Bot.* 87: 273-292.

Doyle, J. A. 1996. Seed plant phylogeny and the relationships of the Gnetales. *Int. J. Plant Sci.* 157(6) (Suppl.): S3-S39.

Doyle, J. A. 1998. Phylogeny of vascular plants. *Annual Rev. Ecol Syst.* 29: 567-599.

Doyle, J. A. and P. K. Endress. 2000. Morphological phylogenetic analyses of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data. *Int. J. Plant Sci.* 161 (Suppl.): S121-S153.

Doyle, J. A. and A. LeThomas. 1994. Cladistic analysis and pollen evolution in Annonaceae. *Acta Bot. Gall.* 141: 149-170

Doyle, J. A. and A. Le Thomas. 1996. Phylogenetic analysis and character evolution in Annonaceae. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, 4e Ser., 18, 1996, sect. B, Adansonia, No.* 3-4: 279-334.

Doyle, J. A., C. L. Hotton and J. V. Ward. 1990. Early Cretaceous tetrads, zonasulculate pollen, and Winteraceae. E. Cladistic analysis and implications. *Amer.J. Bot.* 77: 1558-1568.

Doyle, J. A., M. J. Donoghue and E. A. Zimmer. 1994. Integration of morphological and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 419-450.

Doyle, J. A., H. Sauquet, T. Scharaschkin, and A. LeThomas. 2004. Phylogeny, molecular and fossil dating, and biogeographic history of Annonaceae and Myristicaceae (Magnoliales). *Int. J. Plant Sci.* 165(4) (Suppl): S-5-S67.

Doyle, J. J. 1987. Variation at the DNA level: Uses and potential in legume systematics. In *Advances in legume systematics*, part 3, C. H. Stirton (ed.), 1-30. Royal Botanic Gardens, Kew.

Doyle, J. J. 1994. Phylogeny of the legume family: an approach to understanding the origins of nodulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 325-349.

Doyle, J. J. and M. A. Luckow. 2003. The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. *Plant Phys.* 131: 900-910.

Doyle, J. J., J. L. Doyle, J. A. Ballenger, E. E. Dickson, T. Kajita and H. Ohashi. 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in

the Leguminosae: taxonomic correlations and insights into evolution of nodulation. *Amer.J. Bot.* 84: 541-554.

Drábková, L., J. Kirschner, O. Seberg, G. Petersen, and C.Vlacek. 2003. Phylogeny of the Juncaceae based on *rbcL* sequences, with special emphasis on *Luzula* DC. and *Juncus* L. *Plant Syst. Evol.* 240: 133-147.

Dransfield, J. 1986. A guide to collecting palms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73:166-176.

Dransfield, J. and N. W. Uhl. 1998. Palmae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 306-389. Springer-Verlag, Berlin.

Dransfield, J., N. Uhl, C. B. Asmussen, W. J. Baker, M. M. Harley, and C. E. Lewis. 2005. A new phylogenetic classification of the palm family, Arecaceae. *Kew Bull.* 60: 559-569.

Dressler, R. L. 1981. *The orchids: Natural history and classification.* Harvard University Press, Cambridge, MA.

Dressler, R. L. 1986. Recent advances in orchid phylogeny. *Lindleyana. 1:* 5-20.

Dressler, R. L. 1993. *Phylogeny and classification of the orchid family.* Dioscorides Press, Portland, OR.

Dressler, R. L. and M. W. Chase. 1995. Whence the orchids? In *Monocotyledons: systematics and evolution,* P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 217-226. Royal Botanic Gardens, Kew.

Drinnan, A. N., P. R. Crane, and S. B. Hoot. 1994. Patterns of floral evolution in the early diversification of nonmagnoliid dicotyledons (eudicots). *Plant Syst. Evol.* Suppl. 8: 93-122.

Duangjai, B. Wallnoefer, R. Samuel, J. Munzinger, and M. W. Chase. 2006. Phylogenetic relationships and infrafamilial classification of Ebenaceae s.l. based on six plastid markers. Abstract. *Botany 2006:* 218-219.

Duvall, M. R., M. T. Clegg, M. W. Chase, W. D. Clark, W. J. Kress, L. E. Eguiarte, J. F. Smith, B. S. Gaut, E. A. Zimmer, and G. H. Learns, Jr. 1993. Phylogenetic hypotheses for the monocotyledons constructed from *rbcL* sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 607-619.

Eckardt, T. 1976. Classical morphological features of Centrospermous families. *Plant Syst. Evol.* 126: 5-25.

Eckenwalder, J. E. and S. C. H. Barrett. 1986. Phylogenetic systematics of Pontederiaceae. *Syst. Bot.* 11: 373-391.

Eddie, W. M. M., T. Shulkina, J. Gaskin, R. C. Haberle, and R. K. Jansen. 2003. Phylogeny of Campanulaceae s. str. Inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 90: 554-575.

Edwards, E. J., R. Nyffeler, and M. J. Donoghue. 2005. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. *Amer. J. Bot.* 92: 1177-1188.

Edwards, E. J. and M. J. Donoghue. 2006. *Pereskia* and the origin of the cactus life form. *Amer. Naturalist* 167: 777-793.

Ehrendorfer, F. 1976. Closing remarks: systematics and evolution of Centrospermous families. *Plant Syst. Evol.* 126: 99-105.

Eldenäs, P. A. and H. P. Linder. 2000. Congruence and complementarity of morphological and *tmL-trnF* sequence data and the phylogeny of the African Restionaceae. *Syst. Bot.* 25: 692-707.

Elias, T. S. 1974. The genera of Mimosoideae (Leguminosae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 55: 67-118.

Elias, T. S. 1970. The genera of Ulmaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 51:18-40.

Elias, T. S. 1971a. The genera of Fagaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 52:159-195.

Elias, T. S. 1971b. The genera of Myricaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 52: 305-318.

Elias, T. S. 1972. The genera of Juglandaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 53: 26-51.

Endress, M. E. and P.V. Bruyns. 2000. A revised classification of the Apocynaceae s. l. *Bot. Rev.* 66: 1-56.

Endress, M. E. and W. D. Stevens. 2001. The renaissance of the Apocynaceae s.l.: recent advances in systematics, phylogeny, and evolution: introduction. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 517-522.

Endress, M. E., B. Sennblad, S. Nilsson, L. Civeyrel, M. W. Chase, S. Huysmans, E. Grafström, and B. Bremer. 1996. A phylogenetic analysis of Apocynaceae s. s. and some related taxa in Gentianales: a multidisciplinary approach. *Opera Bot. Belg.* 7: 59-102.

Endress, P. K. 1977. Evolutionary trends in the Hamamelidales-Fagales group. *Plant Syst. Evol.*, Suppl. 1: 321-347.

Endress, P. K. 1986a. Floral structure, systematics, and phylogeny in Trochodendrales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 297-324.

Endress, P. K. 1986b. Reproductive structures and phylogenetic significance of extant primitive angiosperms. *Plant Syst. Evol.* 152: 1-28.

Endress, P. K. 1989a. Phylogenetic relationships in the Hamamelidoideae. In *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae,* vol. 1, Introduction and "lower" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40A, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 227-248. Clarendon Press, Oxford.

Endress, P. K. 1989b. A suprageneric taxonomic classification of the Hamamelidaceae. *Taxon* 38: 371-376.

Endress, P. K. 1993. Hamamelidaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer and V. Bittrich (eds.), 322-331. Springer-Verlag, Berlin.

Endress, P. K. 1994a. Evolutionary aspects of the floral structure in *Ceratophyllum. Plant Syst. Evol. 8:* 175-183.

Endress, P. K. 1994b. Shapes, sizes and evolutionary trends in stamens of Magnoliidae. *Bot.Jahrb. Syst.* 115: 429-460.

Endress, P. K. 1994c. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.* Cambridge University Press, Cambridge.

Endress, P. K. 1995. Floral structure and evolution in Ranunculanae. *Plant Syst. Evol.* Suppl. 9: 47-61.

Endress, P. K. 2001. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers. *Int. f. Plant Sci.* 162: 1111-1140.

Endress, P. K. 2004a. L. A. S. Johnson Review No. 3. Structure and relationships of basal relictual angiosperms. *Austr. Syst. Bot. 17:* 343-366.

Endress, P. K. 2004b. Biologie und Evolution der Blüten basaler Blütenpflanzen. *Leopoldina* 49: 467-486.

Endress, P. K. and A. Igersheim. 1997. Gynoecium diversity and systematics of the Laurales. *Bot. J. Linn. Soc.* 125: 93-168.

Endress, P. K. and A. Igersheim. 1999. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots. *Bot. J. Linn. Soc.* 130: 305-393.

Endress, P. K. and A. Igersheim. 2000a. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 161 (Suppl.): S211-S223.

Endress, P. K. and A. Igersheim. 2000b. The reproductive structures of the basal angiosperm *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Int. J. Plant Sci.* 161 (Suppl.): S-37-S248.

Endress, P. K., M. Jenny, and M. E. Fallen. 1983. Convergent elaboration of apocarpous gynoecia in higher advanced dicotyledons (Sapindales, Malvales, Gentianales). *Nordic J. Bot.* 3: 293-300.

Engler, A. 1930. Saxifragaceae. In *Die natürlichen Pflanzenfamilien,* 2nd ed., vol. 18a, A. Engler and K. Prantl (eds.), 74-226. Engelmann, Leipzig.

Erbar, C. 1991. Sympetalae–a systematic character? *Bot. Jahrb. Syst.* 112: 417-451.

Erbar, C. and P. Leins. 1988. Bluten-entwicklungsgeschichtliche Studies an *Aralia* und *Hedera* (Araliaceae). *Flora* 180: 391-06.

Eriksen, B. 1993a. Floral anatomy and morphology in the Polygalaceae. *Plant Syst. Evol.* 186: 17-32.

Eriksen, B. 1993b. Phylogeny of the Polygalaceae and its taxonomic implications. *Plant Syst. Evol.* 186: 33-55.

Eriksson, T. and M. J. Donoghue. 1997. Phylogenetic relationships of *Sambucus* and *Adoxa* (Adoxoideae, Adoxaceae) based on nuclear ribosomal ITS sequences and preliminary morphological data. *Syst. Bot.* 22: 555-573.

Eriksson, T., M. S. Hibbs, A. D. Yoder, C. F. Delwiche, and M. J. Donoghue. 2003. The phylogeny of Rosoideae (Rosaceae) based on sequences of the internal transcribed spacer (ITS) of nuclear ribosomal DNA and the *trnL/F* region of chloroplast DNA. *Int. J. Plant Sci.* 164:197-211.

Ernst, W. R. 1962. The genera of Papaveraceae and Fumariaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 43: 315-343.

Ernst, W. R. 1963a. The genera of Capparaceae and Moringaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 44: 81-95.

Ernst, W. R. 1963b. The genera of Hamamelidaceae and Platanaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 44: 193-210.

Ernst, W. R. 1964. The genera of Berberidaceae, Lardizabalaceae, and Menispermaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 45: 1-35.

Ernst, W. R. and H. J. Thompson. 1963. The Loasaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 44: 138-142.

Evans, R. C. 1999. Molecular, morphological, and ontogenetic evaluation of relationships and evolution in the Rosaceae. Ph.D. dissertation, University of Toronto, Canada.

Evans, R. C. and T. A. Dickinson. 1999a. Floral ontogeny and morphology in subfamily Amygdaloideae. *Int. J. Plant Sci.* 160: 955-979.

Evans, R. C. and T. A. Dickinson. 1999b. Floral ontogeny and morphology in subfamily Spiraeoideae. *Int. J. Plant Sci.* 160: 981-1012.

Evans, R. C., L. A. Alice, C. S. Campbell, T. A. Dickinson, and E. A. Kellogg. 2000. The granulebound starch synthase (GBSSI) gene in the Rosaceae: multiple loci and phylogenetic utility. *Mol. Phyl. Evol.* 17: 388-400.

Evans, T. M., R. B. Faden, M. G. Simpson, and K. J. Sytsma. 2000a. Phylogenetic relationships in the Commelinaceae. 1. A cladistic analysis of morphological data. *Syst. Bot.* 25: 668-691.

Evans, T. M., R. B. Faden, and K. J. Sytsma. 2000b. Homoplasy in the Commelinaceae: a comparison of different classes of morphological characters. In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 557-566. CSIRO, Collingwood, Australia.

Evans, T. M., K. J. Sytsma, R. B. Faden, and T. J. Givnish. 2003. Phylogenetic relationships in the Commelinaceae. II. A cladistic analysis of *rbcL* sequences and morphology. *Syst. Bot.* 28: 270-292.

Evans, W. C. 1979. Tropane alkaloids of the Solanaceae. In *The biology and taxonomy of the Solanaceae*, J. G. Hawkes, R. N. Lester and A. D. Skelding (eds.), 241-254. Academic Press, London.

Eyde, R. H. 1966. The Nyssaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 47: 117-125.

Eyde, R. H. 1988. Comprehending Corrais: puzzles and progress in the systematics of the dogwoods. *Bot. Rev.* 54: 233-351.

Eyde, R. H. and Q. Xiang. 1990. Fossil mastixioid (Comaceae) alive in eastern Asia. *Amer. J. Bot.* 77: 689-692.

Faden, R. B. 1998. Commelinaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 109-128. Springer-Verlag, Berlin.

Faden, R. B. and D. R. Hunt. 1991. The classification of the Commelinaceae. *Taxon* 40: 19-31.

Faegri, K. and L. van der Pijl. 1980. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.

Fagerberg, W. R. and D. Allain. 1991. A quantitative study of tissue dynamics during closure in the traps of venus's flytrap *Dionaea muscipula Ellis Amer.J. Bot.* 78: 647-657.

Fallen, M. E. 1986. Floral structure in the Apocynaceae: morphological, functional, and evolutionary aspects. *Bot. Jahrb. Syst.* 106:245-286.

Fan, C.-Z. and Q.-Y. Xiang. 2001. Phylogenetic relationships within Corras (Cornaceae) based on 26S rDNA sequences. *Amer. J. Bot.* 88: 1131-1138.

Fan, C.-Z. and Q.-Y. Xiang. 2003. Phylogenetic analyses of Cornales based on 26S rRNA and combined 26 *rDNA-matK-rbcL* sequence data. *Amer. J. Bot.* 90: 1357-1372.

Farmer, S. B. and E. E. Schilling. 2002. Phylogenetic analyses of Trilliaceae based on morphological and molecular data. *Syst. Bot.* 27: 674-692.

Fay, M. F. and M. W. Chase. 1996. Resurrection of Themidaceae for the *Brodiaea* alliance, and re-circumscription of Alliaceae, Amaryllidaceae, and Agapanthoideae. *Taxon* 45: 441-451

Fay, M. E, C. Bayer, W. S. Alverson, A.Y. De Bruijn, and M. W. Chase. 1998. Plastid *rbcL* sequence data indicate a close affinity between *Diegodendron* and *Bixa*. *Taxon* 47: 43-50.

Fay, M. F. and 11 others. 2000. Phylogenetic studies of Asparagales based on four plastid DNA regions. In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 360-371. CSIRO, Collingwood, Australia.

Fay, M. F., M. W. Chase, N. Rønsted, D. S. Devey, Y. Pillon, J. C. Pires, G. Petersen, O. Seberg, and J. I. Davis. 2006. Phylogenetics of Liliales: summarized evidence from combined analyses of five plastid and one mitochondrial loci. *Aliso* 22: 559-565.

Feild, T. S., M. A. Zwieniecki, and N. M. Holbrook. 2000. Winteraceae evolution: an ecophysiological perspective. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 87: 323-334.

Feild, T. S., T. Brodribb, T. Jaffré, and N. M. Holbrook. 2001. Acclimation of leaf anatomy, photosynthetic light use, and xylem hydraulics to light in *Amborella trichopoda* (AmborellaceaeJ. *Int. J. Plant Sci.* 162: 999-1008.

Feng, Y, S.-H. Oh, and P. S. Manos. 2005. Phylogeny and historical biogeography of the genus *Platanus* as infered from nuclear and chloroplast DNA. *Syst. Bot.* 30: 786-799.

Ferguson, D. M. 1999. Phylogenetic analysis and relationships in Hydrophyllaceae based on *ndhF* sequence data. *Syst. Bot.* 23: 253-268.

Ferguson, I. K. 1966a. The Cornaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 47: 106-116.

Ferguson, I. K. 1966b. The genera of Caprifoliaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 47:33-59.

Fernando, E. S. and C. J. Quinn. 1995. Picramniaceae, a new family and a recircumscription of Simaroubaceae. *Taxon* 44: 177-181.

Fernando, E. S., P. A. Gadek, and C. J. Quinn. 1995. Simaroubaceae, and artificial construct: evidence from *rbcL* sequence variation. *Amer. J. Bot.* 82: 92-103.

Fernando, E. S., P. A. Gadek, D. M. Crayn, and C. J. Quinn. 1993. Rosid affinities of Suriaaceae: molecular evidence. *Mol. Phylog. Evol.* 2: 344-350.

Fey, B. S. and P. K. Endress. 1983. Development and morphological interpretation of the cupule in Fagaceae. *Flora, Morphol. Geobot. Oekophysiol.* 173: 451-468.

Fineran, B. A. 1985. Glandular trichomes in *Utricularia:* a review of their structure and function. *Israel J. Bot.* 34: 295-330.

Fior, S., P. O. Karis, G. Casazza, L. Minuto, and F. Sala. 2006. Molecular phylogeny of the Caryophyllaceae (Caryophyllales) inferred from chloroplast *matK* and nuclear rDNA ITS sequences. *Amer. J. Bot.* 93: 399-411.

Fischer, E., W. Barthlott, R. Seine, and I. Theisen. 2004a. Lentibulariaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 7, Lamiales (except Acanthaceae, including Avicenniaceae), K. Kubitzki (ed.), 276-282. Springer-Verlag, Berlin.

Fischer, E., I. Theisen, and L. G. Lohmann. 2004b. Bignoniaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 7, Lamiales (except Acanthaceae, including Avicenniaceae), K. Kubitzki (ed.), 9-38. Springer-Verlag, Berlin.

Fishbein, M. 2001. Evolutionary innovation and diversification in the flowers of Asdepiadaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 603-623.

Fishbein, M., C. Hibsch-Jetter, D. E. Soltis, and L. Hufford. 2001. Phylogeny of Saxifragales (Angiosperms, Eudicots): Analysis of a rapid, ancient radiation. *Syst. Biol.* 50: 817-847.

Fisher, M. J. 1928. The morphology and anatomy of flowers of Salicaceae, I and II. *Amer. J. Bot.* 15: 307-326, 372-394.

Forest, F., V. Savolainen, M. W. Chase, R. Lupia, A. Bruneau, and P. R. Crane. 2005. Teasing apart molecular versus fossil based error estimates when dating phylogenetic trees: a case study in the birch family (Betulaceae). *Syst. Bot.* 30: 118-133.

Forrest, L. L., M. Hughes, and P. M. Hollingsworth. 2005. A phylogeny of *Begonia* using nuclear ribosomal sequence data and morphological characters. *Syst. Bot.* 30: 671-682.

French, J. C., M. G. Chung, and Y. K. Hur. 1995. Chloroplast DNA phylogeny of the Ariflorae. In *Monocotyledons: systematics and evolution*, P. J. Rudafl, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 255-275. Royal Botanic Gardens, Kew.

Freudenstein, J. V. and F. N. Rasmussen. 1999. What does morphology tell us about orchid relationships? A cladistic analysis. *Amer. J. Bot.* 86: 225-248.

Freudenstein, J. V., D. M. Senyo, and M. W. Chase. 2000. Mitochondrial DNA and relationships in the Orchidaceae. In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wlson and D. A. Morrison (eds.), 421-429. CSIRO, Collingwood, Australia.

Freudenstein, J. V., C. van der Berg, D. H. Goldman, P. J. Kores, M. Molvray and M. W. Chase. 2004. An expanded plastid DNA phylogeny of Orchidaceae and analysis of Jackknife branch support strategy. *Amer. J. Bot.* 91: 149-157.

Friedman, W. E. 2006. Embryological evidence for developmental lability during early angiosperm evolution. *Nature* 441: 337-340.

Friesen, N., R. M. Fritsch, and F. R. Blattner. 2006. Phylogeny and new intrageneric classification of *Allium* (Alliaceae) based on nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *Aliso 22:* 372-395.

Friis, I. 1989. The Urticaceae: a systematic review. In *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 285-308. Clarendon Press, Oxford.

Friis, I. 1993. Urticaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 612-630. Springer-Verlag, Berlin.

Fryxell, P. A. 1988. Malvaceae of Mexico. *Syst. Bot. Monogr.* 25:1-522.

Fu, C.-X., H.-G. Kong, Y.-X. Qiu, and K. M. Cameron. 2005. Molecular phylogeny of the East Asian-North American disjunct *Smilax*

sect. *Nemexia* (Smilacaceae). *Int. J. Plant Sci.* 166: 301-309.

Funk, V. A. and 11 others. 2005. Everywhere but Antarctica. Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biol. Skr.* 55: 343-374.

Furlow, J. J. 1990. The genera of Betulaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 71:1-67.

Gadek, P. A., E. S. Fernando, C. J. Quinn, S. B. Hoot, T. Terrazas, M. C. Sheahan, and M. W. Chase. 1996. Sapindales: molecular delimitation and infraordinal groups. *Amer. J. Bot.* 83: 802-811.

Gamage, D. T., M. P. de Silva, N. Inomata, T. Yamazaki, and A. E. Szmidt. 2006. Comprehensive molecular phylogeny of the subfamily Dipterocarpoideae (Dipterocarpaceae) based on chloroplast DNA sequences. *Genes Genet. Syst.* 81: 1-12.

Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand. J. Bot.* 17: 607-635.

Gates, B. N. 1943. Carunculate seed dissemination by ants. *Rhodom* 45: 438-445.

Gentry, A. H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Ann. Missouri Bot. Gari.* 61: 728-759.

Gentry, A. H. 1980. *Bignoniaceae*. Part I (Crescentieae and Tourretieae). *Flora Neotrop. Monogr. 25:* 1-130.

Gentry, A. H. 1990. Evolutionary patterns in neotropical Bignoniaceae. *Mem. New York Bot. Gard.* 55:118-129.

George, A. S. 1998. *Proteus* in Australia: an overview of the correct state of taxonomy of the Australian Proteaceae. *Aust. Syst. Bot.* 11: 257-266.

Gerrath, J. M., V. Posluszny, and N. G. Dengler. 2001. Primary vascular patterns in the Vitaceae. *Int. J. Plant Sci.* 162: 729-745.

Gillis, W. T. 1971. The systematics and ecology of poison-ivy and the poison-oaks *(Toxicodendron,* Anacardiaceae). *Rhodom* 73: 72-159,161-237, 370-443, 465-540.

Gilmartin, A. J. and G. K. Brown. 1987. Bromeliales, related monocots and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. *Syst. Bot.* 12: 493-500.

Giulietti, A. M. and 14 others. 2000. Multidisciplinary studies on neotropical Eriocaulaceae. In *Monocots: systematics and evolution,* K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 580-489. CSIRO, Collingwood, Australia.

Givnish, T. J., K. C. Millam, T. M. Evans, J. C. Hall, J. C. Pires, P. E. Berry, and K. J. Sytsma. 1994. Ancient vicariance or recent longdistance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndhF* sequence data. *Int. J. Plant Sci.* 165 (4, Suppl): S35-S54.

Givnish, T. J. and 16 others. 2005. Repeated evolution of net venation and fleshy fruits among monocots in shaded habitats confirms a priori predictions: evidence from an *ndhF* phylogeny. *Proc. Roy. Soc. London B* 272: 1481-1490.

Goetchebeur, P. 1998. Cyperaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 141-190. Springer-Verlag, Berlin.

Goldblatt, P. 1990. Phylogeny and classification of Iridaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 607-627.

Goldblatt, P. 1995. The status of R. Dahlgren's orders Liliales and Melanthiales. In *Monocotyledons: systematics and evolution,* P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler and C. J. Humphries (eds.), 181-200. Royal Botanic Gardens, Kew.

Goldblatt, P., J. C. Manning, and P. Rudall. 1998. Iridaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 3, Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 295-333. Springer-Verlag, Berlin.

González, F. and P. Rudall. 2001. The questionable affinities of *Lactoris:* evidence from branching pattern, inflorescence morphology, and stipule development. *Amer. J. Bot.* 88: 2143-2150.

Gottlieb, A. M., G. C. Giberti, and L. Poggio. 2005. Molecular analysis of the genus *Ilex* (Aquifoliaceae) in southern South America, evidence from AFLP and ITS sequence data. *Amer. J. Bot.* 92: 352-369.

Gottsberger, G. 1977. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. *Plant Syst. Evol.*, 1: S211-S226.

Gottsberger, G. 1988. The reproductive biology of primitive angiosperms. *Taxon* 37: 630-643.

Gottsberger, G., I. Silberbauer-Gottsberger, and F. Ehrendorfer. 1980. Reproductive biology in the primitive relic angiosperm *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *Plant Syst. Evol.* 135: 11-39.

Graham, S. A. 1964a. The genera of Lythraceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 45: 235-250.

Graham, S. A. 1964b. The genera of Rhizophoraceae and Combretaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 45: 285-301.

Graham, S. A. 1966. The genera of Araliaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 47: 126-136.

Graham, S. A. and C. E. Wood, Jr. 1965. The genera of Polygonaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 46: 91-121.

Graham, S. A., E. Conti, and K. Sytsma. 1993a. Phylogenetic analysis of the Lythraceae based on *rbcL* sequence divergence. *Amer. J. Bot.* Suppl. 80(6) Suppl.: 150.

Graham, S. A., J.V. Crisci, and P. C. Hoch. 1993b. Cladistic analysis of the Lythraceae sensu lato based on morphological characters. *Bot. J. Linn. Soc.* 113:1-33.

Graham, S. A., J. Hall, K. Sytsma, and S.-H. Shi. 2005. Phylogenetic analysis of the Lythraceae based on four gene regions and morphology. *Int. J. Plant Sci.* 166: 995-1017.

Graham, S. W. and S. C. H. Barrett. 1995. Phylogenetic systematics of Pontederiales: implications for breeding-system evolution. In *Monocotyledons: systematics and evolution,* P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 415-441. Royal Botanic Gardens, Kew.

Graham, S. W. and R. G. Olmstead. 2000. Utility of 17 chloroplast genes for inferring the phylogeny of the basal angiosperms. *Amer. J. Bot. 87:*1712-1730.

Graham, S. W., J. R. Kohn, B. R. Morton, J. E. Eckenwalder, and S. C. H. Barrett. 1998. Phylogenetic congruence and discordance among one morphological and three molecular data sets from Pontederiaceae. *Syst. Biol.* 47: 545-567.

Graham, S. W. and 13 others. 2006. Robust inference of monocot deep phylogeny using an expanded multigene plastid data set. *Aliso* 22: 3-21.

Grant, V. 1959. Natural history of the *Phlox* family. In *Systematic botany,* vol. 1. Martinus Nijhoff, The Hague.

Grant, V. and K. A. Grant. 1965. *Flower pollination in the phloxfamily,* Columbia University Press, New York.

Grass Phylogeny Working group. 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 373-157.

Grayum, M. H. 1987. A summary of evidence and arguments supporting the removal of *Acorus* from Araceae. *Taxon* 36: 723-729.

Grayum, M. H. 1990. Evolution and phylogeny of the Araceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 628-697.

Green, P. S. 2004. Oleaceae. In *The families and genera of vascular plants,* Vol. 7, Lamiales (except Acanthaceae, including Avicenniaceae), 296-306. Springer-Verlag, Berlin.

Grudzinskaja, I. A. 1967. Ulmaceae and reasons for distinguishing Celtidoideae as a separate family Celtidaceae Link. *Bot. Zhurn.* (Leningrad) 52: 1723-1749. [Em Russo.]

Gustafsson, M. H. G. 1996. Phylogenetic hypotheses for Asteraceae relationships. In *Compositae: systematics.* Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, D. J. N. Hind and H. J. Beentje (eds.), 9-19. Royal Botanic Gardens, Kew.

Gustafsson, M. H. G., V. Bittrich, and P. F. Stevens. 2002. Phylogeny of Clusiaceae based on *rbcL* sequences. *Int. J. Plant Sci.* 163: 1045-1054.

Hahn, W. J. 2002. A molecular phylogenetic study of the Palmae (Arecaceae) based on *atpB, rbcL,* and 18S nrDNA sequences. Syst. *Biol.* 51: 92-112.

Hall, J. C., K. J. Sytsma, and H. H. Uris. 2002. Phylogeny of Capparaceae and Brassicaceae based on chloroplast sequence data. *Amer. J. Bot.* 89:1826-1842.

Hallé, N. 1962. Monographie des Hippocratéacées. *Mémoires de L'Inst. Francais D'Afrique Noire* 64: 1-245.

Hambey, R. K. and E. A. Zimmer. 1992. Ribosomal RNA as a phylogenetic tool in plant systematics. In *Molecular systematics of plants,* P. S. Soltis, D. E. Soltis and J. J. Doyle (eds.), 50-91. Chapman and Hall, New York.

Hardin, J. W. 1957. A revision of the American Hippocastanaceae. *Brittonia 9:*145-171.

Harley, M. M. and I. K. Ferguson. 1990. The role of the SEM in pollen morphology and plant systematics. In *Scanning electron microscope in taxonomy and functional morphology.* Systematics Association Special Vol. 41, D. Claugher (ed.), 45-68. Clarendon Press, Oxford.

Harley, R. M. and 12 others. 2004. Labiatae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 7, Lamiales (except Acanthaceae, including Avicenniaceae), K. Kubitzki (ed.), 167-275. Springer-Verlag, Berlin.

Harrington, M. G., K. J. Edwards, S. A. Johnson, M. W. Chase, and P. A. Gadek. 2005. Phylo-

genetic inference in Sapindaceae sensu lato using plastid *matK* and *rbcL* DNA sequences. *Syst. Bot.* 30: 366-382.

Harris, P. J. and R. D. Hartley. 1980. Phenolic constituents of the cell walls of monocotyledons. *Biochem. Syst. Ecol.* 8: 153-160.

Harrison, C. J., M. Möller, and C. B. Cronk. 1999. Evolution and development of floral diversity in *Streptocarpus* and *Saintpaulia*. *Ann. Bot.* 84: 49-60.

Hartmann, H. E. K. 1993. Aizoaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer and V. Bittrich (eds.), 37-69. Springer-Verlag, Berlin.

Haynes, R. R. 1978. The Potamogetonaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 59:170-191.

Haynes, R. R. 1988. Reproductive biology of selected aquatic plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 805-810.

Haynes, R. R., D. H. Les, and L. B. Holm-Nielsen. 1998a. Alismataceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 11-21. Springer-Verlag, Berlin.

Haynes, R. R., D. H. Les, and L. B. Holm-Nielsen. 1998b. Potamogetonaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 408-415. Springer-Verlag, Berlin.

Haynes, R. R. and L. B. Holm-Nielsen. 2001. The genera of Hydrocharitaceae in the southeastern United States. *Haraard Pap. Bot.* 5(2): 201-275.

Hedrén, M., M. W. Chase, and R. G. Olmstead. 1995. Relationships in the Acanthaceae and related families as suggested by cladistic analysis of *rbcL* nucleotide sequences. *Plant Syst. Evol.* 194: 93-109.

Hegnauer, R. 1971. Chemical patterns and relationships of Umbelliferae. In *The biology and chemistry of the Umbelliferae. Bot.J. Linn. Soe.* vol. 64, suppl. l, V. H. Heywood (ed.), 267-277. Academic Press, London.

Hempel, A. L., P. A. Reeves, R. G. Olmstead, and R. K. Jansen. 1995. Implications of *rbcL* sequence data for higher order relationships of the Loasaceae and the anomalous aquatic plant *Hydrostachys* (Hydrostachyaceae). *Plant Syst. Evol.* 194: 25-37.

Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the palms. *Bot. Rev.* 52: 221-259.

Henderson, A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, New York.

Henderson, A., G. Galeano, and R. Bernal. 1995. *Field guide to the palms o f the Americas*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Herbert, J., M. W. Chase, M. Möller, and R. J. Abbott. 2006. Nuclear and plastid DNA sequences confirm the placement of the enigmatic *Canacomyrica monticola* in Myricaceae. *Taxon* 55: 349-357.

Herendeen, P. S., W. L. Crepet, and D. L. Dilcher. 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications. In *Advances in legume systematics*, part 4, P. S. Herendeen and D. L. Dilcher (eds.), 303-316. Royal Botanic Gardens, Kew.

Hermann, P. M. and B. F. Palser. 2000. Stamen development in the Ericaceae. I. Anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages. *Amer. J. Bot. 87:* 934-957.

Hershkovitz, M. A. and E. A. Zimmer. 1997. On the evolutionary origins of the cacti. *Taxon* 46: 217-232.

Hesse, M. 2001. Pollen characters of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae): a reinvestigation. *Int. J. Plant Sci.* 162: 201-208.

Heywood,V. H., J. B. Harborne, and B. L.Turner. 1977. An overture to the Compositae. In *The biology and chemistry of the Compositae*, vol. l, V. H. Heywood, J. B. Harborne, and B. L. Turner (eds.), 1-20. Academic Press, London.

Hickey, L. J. and J. A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 538-589.

Hileman, L. C., M. C. Vasey, and V. T. Parker. 2001. Phylogeny and biogeography of the Arbutoideae (Ericaceae): implications for the Madrean-Tethyan hypothesis. *Syst. Bot.* 26: 131-143.

Hilliard, O. M. 1994. *The Manuleae, a tribe of the Scrophulariaceae*. Edinburgh University Press, Edinburgh.

Hilu, K. W., L. A. Alice, and H. Liang. 1999. Phylogeny of Poaceae inferred from *matK* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 835-851.

Hilu, K. W. and 15 others. 2003. Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information. *Amer.J. Bot.* 90:1758-1776.

Hoch, P. C., J. V. Crisci, H. Tobe, and P. E. Berry. 1993. A cladistic analysis of the plant family Onagraceae. *Syst. Bot.* 18: 31-47.

Hoot, S. B. 1991. Phylogeny of the Ranunculaceae based on epidermal microcharacters and macromorphology. *Syst. Bot.* 16: 741-755.

Hoot, S. B. 1995. Phylogeny of the Ranunculaceae based on preliminary *atpB, rbcL* and 18S nuclear ribosomal DNA sequence data. *Plant Syst. Evol.* Suppl. 9: 241-251.

Hoot, S. B. and P. R. Crane. 1995. Interfamilial relationships in the Ranunculidae based on molecular systematics. *Plant Syst. Evol.* Suppl. 9:119-131.

Hoot, S. B., A. W. Douglas. 1998. Phylogeny of the Proteaceae based on *atpB* and *atpB-rbcL* intergenic spacer region sequences. *Austr. Syst. Bot.* 11: 301-320.

Hoot, S. B., J. W. Kadereit, F. R. Blattner, K. B. Jork, A. E. Schwarzbach, and P. R. Crane. 1997. The phylogeny of the Papaveraceae s. l. based on four data sets: *atpB* and *rbcL* sequences, trnK restriction sites and morphological characters. *Syst. Bot.* 22: 575-590

Hoot, S. B., S. Magallón, and P. R. Crane. 1999. Phylogeny of basal eudicots based on three molecular data sets; *atpB, rbcL*, and 18S nuclear ribosomal DNA sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86:1-32.

Howe, H. F. and G. A.Vande Kerckhove. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science* 210: 925-927.

Huber, H. 1977. The treatment of monocotyledons in an evolutionary system of classification. *Plant Syst. Evol.* 1: (Suppl.): S285-S298.

Huber, H. 1993. Aristolochiaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 129-137. Springer-Verlag, Berlin.

Huck, R. B. 1992. Overview of pollination biology in the Lamiaceae. In *Advances in labiate science*, R. M. Harley and T. Reynolds (eds.), 167-181. Royal Botanic Gardens, Kew.

Hufford, L. 1992. Rosidae and their relationships to other nonmagnoliid dicotyledons: a phylogenetic analysis using morphological and chemical data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 218-248.

Hufford, L. 1997. A phylogenetic analysis of Hydrangeaceae based on morphological data. *Int. J. Plant Sci.* 158: 652-672.

Hufford, L. 2001. Ontogeny and morphology of the fertile flowers of *Hydrangea* and allied genera of tribe Hydrangeae. *Bot. J. Linn. Soc.* 137: 139-187.

Hufford, L. 2003. Homology and developmental transformation: models for the origins of the staminodes of Loasaceae subfam. Loasoideae. *Int. J. Plant Sci.* 164 (5, Suppl.): S409-S439.

Hufford, L. 2004. Hydrangeaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 202-215. Springer-Verlag, Berlin.

Hufford, L. and P. R. Crane. 1989. A preliminary phylogenetic analysis of the "lower" Hamamelidae. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae*, vol. l, Introduction and "lower" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40A, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 175-192. Clarendon Press, Oxford.

Hufford, L. D. and P. K. Endress. 1989. The diversity of another structures and dehiscence patterns among Hamamelididae. *Bot. J. Linn. Soc.* 99: 301-346.

Hufford, L., M. L. Moody, and D. E. Soltis. 2001. A phylogenetic analysis of Hydrangeaceae based on sequences of the plastid gene *matK* and their combination with *rbcL* and morphological data. *Int. J. Plant Sci.* 162: 835-846.

Hufford, L. M. M. McMahon, A. M. Sherwood, G. Reeves, and M. W. Chase. 2003. The major clades of Loasaceae: phylogenetic analysis using the plastid *matK* and *trnL*-trn Fregions. *Amer. J. Bot.* 1215-1228.

Humphries, C. J. and S. Blackmore. 1989. A review of the classification of the Moraceae. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 2, "Higher"Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 267-277. Clarendon Press, Oxford.

Hutchinson, J. 1934. *The families of flowering plants*, vol. 2, Monocotyledons. Macmillan, London.

Hutchinson, J. 1973. *The families of flowering plants*, 3rd ed. Clarendon Press, Oxford.

Ickert-Bond, S. M. and J. Wen. 2006. Phylogeny and biogeography of Altingiaceae: evidence from combined analysis of five noncoding chloroplast regions. *Mol. Phyl. Evol.* 39: 512-528.

Ickert-Bond, S. M., K. B. Pigg, and J. Wen. 2005. Comparative infructescence morphology in *Liquidambar* (Altingiaceae) and its evolutionary significance. *Amer. J. Bot.* 92: 1234-1255.

Igersheim, A., M. Buzgo, and P. K. Endress. 2001. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots. *Bot. J. Linn. Soc.* 136: 1-65.

Igersheim, A. and P. K. Endress. 1997. Gynoecium diversity and systematics of the Magnolales and winteroids. *Bot. J. Linn. Soc.* 124: 213-271.

Igersheim, A. and P. K. Endress. 1998. Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs. *Bot. J. Linn. Soc.* 127: 289-370.

Iltis, H. H. 1999. Setchellanthaceae (Capparales), a new family for a relictual, glucosinolateproducing endemic of the Mexican deserts. *Taxon* 48: 257-275.

Ingrouille, M. J., M. W. Chase, M. F. Fay, D. Bowman, M. van der Bank, and A. D. E. Bruijn. 2002. Systematics of Vitaceae from the viewpoint of plastid *rbcL* DNA sequence data. *Bot. J. Linn. Soc.* 138: 421-432.

Isley, D. 1998. *Native and naturalized Leguminosae (Fabaceae) of the United States (exclusive of Alaska and Hawaii).* Brigham Young Univ. Press, Provo, UT.

Ito, M. 1986. Studies in the floral morphology and anatomy of Nymphaeales. III. Floral anatomy of *Brasenia schreberi* Gmel. and *Cabomba caroliniana* A. Gray. *Bot. Mag. Tokyo* 99: 169-184.

Ito, M. 1987. Phylogenetic systematics of the Nymphaeales. *Bot. Mag. Tokyo* 100: 17-36.

Jackson, G. A. 1933. A study of the carpophore of the Umbelliferae. *Amer. J. Bot.* 20: 121-144.

Jansen, R. K. and J. D. Palmer. 1987. A chloroplast DNA inversion marks an ancient evolutionary split in the sunflower family, Asteraceae. *Proceed. Nat. Acad. Sci. USA* 84: 5818-5822.

Jansen, R. K., H. J. Michaels and J. D. Palmer. 1991. Phylogeny and character evolution in the Asteraceae based on chloroplast DNA restriction site mapping. *Syst. Bot.* 16: 98-115.

Jansen, R. K., H. J. Michaels, R. S. Wallace, K.-J. Kim, S. C. Keeley L. E. Watson, and J. D. Palmer. 1992. Chloroplast DNA variation in the Asteraceae: phylogenetic and evolutionary implications. In *Molecular systematics ofplants,* P. S. Soltis, D. E. Soltis, and J. J. Doyle (eds.), 252-294. Chapman and Hall, NewYork.

Jansen, R. K. and 18 others. 2006. Phylogeny of angiosperms based on whole chloroplast genome sequences. Abstract. *Botany 2006:* 495.

Jaramillos, M. A. and P. S. Manos. 2001. Phylogeny and parterns of floral diversity in the genus *Piper* (PiperaceaeJ. *Amer. J. Bot.* 88: 706-716.

Jaramillo, M. A., P. S. Manos, and E. A. Zimmer. 2004. Phylogenetic relationships of the perianthless Piperales: reconstructing the evolution of floral development. *Int. J. Plant Sci.* 165: 403-116.

Jeffrey, C. 1967. On the classification of the Cucurbitaceae. *Kew Bull.* 20: 417-426.

Jeffrey, C. 1980. A review of the Cucurbitaceae. *Bot.J. Linn. Soc.* 81: 233-247.

Jeffrey, C. 1990a. Appendix: an outline classification of the Cucurbitaceae. In *Biology and utilization of the Cucurbitaceae,* D. M. Bates, R. W. Robinson, and C. Jeffrey (eds.), 449-463. Comell University Press, Ithaca, NY.

Jeffrey C. 1990b. Systematics of the Cucurbitaceae: an overview. In *Biology and utilization of the Cucurbitaceae,* D. M. Bates, R. W. Robinson, and C. Jeffrey (eds.), 3-9. Cornell University Press, Ithaca, NY.

Jensen, S. R. 1992. Systematic implications of the distribution of iridoids and other chemical compounds in the Loganiaceae and other families of the Asteridae. *Ann. Missouri Bot. Gard. 79:* 284-302.

Jensen, U., S. B. Hoot, J. T. Johansson, and K. Kosuge. 1995. Systematics and phylogeny of the Ranunculaceae: a revised family concept on the basis of molecular data. *Plant Syst. Evol 9* (Suppl.): S273-S280.

Jobson, R. W., J. Playford, K. C. Cameron, and V. A. Albert. 2003. Molecular phylogenetics of Lentibulariaceae inferred from plastid *rps16* intron and *tmL-F* DNA sequences: implications for character evolution and biogeography. *Syst. Bot.* 28:157-171.

Jobst, J., K. King, and V. Hemleben. 1998. Molecular evolution of the internal transcribed spacers (ITS1 and ITS2) and phylogenetic relationships among species of the family Cucurbitaceae. *Mol. Phylog. Evol. 9:* 204-219.

Johansson, J. T. 1995. A revised chloroplast DNA phylogeny of Ranunculaceae. *Plant Syst. Evol. 9:* (Suppl.): S253-S261.

Johansson, J. T. and R. K. Jansen. 1993. Chloroplast DNA variation and phylogeny of the Ranunculaceae. *Plant Syst. Evol.* 187: 29-49.

Johnson, L. A. and D. E. Soltis. 1994. *matK* DNA sequences and phylogenetic reconstruction in Saxifragaceae s. str. *Syst. Bot.* 19:143-156.

Johnson, L. A, J. L. Schultz, D. E. Soltis, and P. S. Soltis. 1996. Monophyly and generic relationships of Polemoniaceae based on *matK* sequences. *Amer. J. Bot.* 83: 1207-1224.

Johnson, L. A., D. E. Soltis, and P. S. Soltis. 1999. Phylogenetic relationships of Polemoniaceae inferred from 18S ribosomal DNA sequences. *Plant Syst. Evol.* 214: 65-89.

Johnson, L. A. S. 1957. A review of the family Oleaceae. *Contr. N. S. W. Nat. Herb. 2:* 397-418.

Johnson, L. A. S. 1976. Problems of species and genera in *Eucalyptus* (Myrtaceae). *Plant Syst. Evol.* 125: 155-167.

Johnson, L. A. S. and B. G. Briggs. 1975. On the Proteaceae: the evolution and classification of a Southern family. *J. Linn. Soc. Bot.* 70: 83-182.

Johnson, L. A. S. and B. G. Briggs. 1984. Myrtales and Myrtaceae: a phylogenetic analysis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 700-756.

Johnson, L. A. S. and K. L. Wilson. 1989. Casuarinaceae: a synopsis. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae,* vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 167-188. Clarendon Press, Oxford.

Johnson, L. A. S. and K. L. Wilson. 1993. Casuarinaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer and V. Bittrich (eds.), 237-242. Springer-Verlag, Berlin.

Jones, S. B. 1982. The genera of Vernonieae (Compositae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 63: 489-507.

Jorgensen, L. B. 1981. Myrosin cells and dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in the order Capparales. *Nordic J. Bot.* 1: 433-445.

Jork, K. B. and J. W. Kadereit. 1995. Molecular phylogeny of the Old World representatives of Papaveraceae subf. Papaveroideae with special emphasis on the genus *Meconopsis. Plant. Syst. Evol. 9* (Suppl.): S171-S180.

Judd, W. S. 1986. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). I. Variation in inflorescence position. *Brittonia* 38: 238-242.

Judd, W. S. 1989. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). III. Cladistic analysis of axillary-flowered taxa. *Ann. Missouri Bot. Gard. 76:* 476-95.

Judd, W. S. 1996. The Pittosporaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* No. 8: 15-26.

Judd, W. S. 1997a. The Asphodelaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* No. 11: 109-123.

Judd, W. S. 1997b. The Flacourtiaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* No. 10: 65-79.

Judd, W. S. 1998. The Smilacaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* 3: 147-169.

Judd, W. S. 2000. The Hypoxidaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* 5: 79-98.

Judd, W. S. 2001. The Asparagaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* 6: 223-244.

Judd, W. S. 2003. The genera of Ruscaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot. 7:* 93-149.

Judd, W. S. and T. K. Ferguson. 1999. The genera of Chenopodiaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* 4: 365-416.

Judd, W. S. and K. A. Kron. 1993. Circumscription of Ericaceae (Ericales) as determined by preliminary cladistic analyses based on morphological, anatomical, and embryological features. *Brittonia* 45: 99-114.

Judd, W. S. and S. R. Manchester. 1998. Circumscription of Malvaceae (Malvales) as determined by a preliminary cladistic analysis employing morphological, palynological, and chemical characters. *Brittonia* 49: 384-405.

Judd, W. S. and R. G. Olmstead. 2004. A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships. *Amer. J. Bot.* 91:1627-1644.

Judd, W. S. and J. D. Skean, Jr. 1991. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). IV. Generic realignments among terminal-flowered taxa. *Bull. Florida Mus. Nat. Hist, Biol. Sci.* 36: 25-84.

Judd, W. S., W. L. Stern, and V. I. Cheadle. 1993. Phylogenetic position of *Apostasia* and *Neuwiedia* (Orchidaceae). *Bol. J. Linn. Soc.* 113: 87-94.

Judd, W. S., R. W. Sanders, and M. J. Donoghue. 1994. Angiosperm family pairs: preliminary cladistic analyses. *Harvard Pap. Bot.* No. 5: 1-51.

Judziewicz, E. J., L. G. Clark, X. Londono, and M. J. Stern. 1999. *American bamboos.* Smithsonian Institution. Press, Washington, D. C.

Juncosa, A. M. and P. B. Tomlinson. 1988a. A historical and taxonomic synopsis of Rhizophoraceae and Anisophylleaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard. 75:*1278-1295.

Juncosa, A. M. and P. B. Tomlinson. 1988b. Systematic comparison and some biological characteristics of Rhizophoraceae and Anisophylleaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1296-1318.

Junell, S. 1934. Zur Gynaceummorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiaten. *Syrrib. Bot. Upsal* 1(4): 1-219.

Kadereit, G., T. Borsch, K. Weising, and H. Freitag. 2003. Phylogeny of Amaranthaceae and Chenopodiaceae and the evolution of C_4 photosynthesis. *Int.J. Plant Sci.* 164: 959-986.

Kadereit, J. W. 1993. Papaveraceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 494-506. Springer-Verlag, Berlin.

Kadereit J. W., F. R. Blattner, K. B. Jork, and A. Schwarzbach. 1994. Phylogenetic analysis of the Papaveraceae s. l. (incl. Fumariaceae, Hypecoaceae and *Pteridophyllum)* based on morphological characters. *Bot. Jahrb. Syst.* 116: 361-390.

Kadereit, J. W., F. R. Blattner, K. B. Jork, and A. Schwarzback. 1995. The phylogeny of the Papaveraceae sensu lato: morphological, geographical and ecological implications. *Plant Syst. Evol.* Suppl. 9:133-145.

Kajita, T., H. Ohashi, Y. Tateishi, C. D. Bailey and J. J. Doyle. 2001. *rbcL* and legume phylogeny with particular reference to Phaseoleae, Millettieae, and allies. *Syst. Bot.* 26: 515-536.

Kalkman, C. 2004. Rosaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 343-389. Springer-Verlag, Berlin.

Källersjö, M. and B. Ståhl. 2003. Phylogeny of Theophrastaceae (Ericales s. lat.). *Int.J. Plant Sá.* 164: 579-591.

Källersjö. M., J. S. Farris, M. W. Chase, B. Bremer, M. F. Fay, C. J. Humphries, G. Petersen, O. Seberg, and K. Bremer. 1998. Simultaneous parsimony jackknife analysis of 2538 *rbcL* DNA sequences reveals support for major clades of green plants, land plants, and flowering plants. *Plant Syst. Evol.* 213: 259-287.

Källersjö, M., G. Bergqvist, and A. A. Anderberg. 2000. Generic realignment in primuloid families of the Ericales s. L: a phylogenetic analysis based on DNA sequences from three chloroplast genes and morphology. *Amer. J. Bot.* 87: 1325-1341.

Kampny C. M. 1995. Pollination and floral diversity in Scrophulariaceae. *Bot. Rev.* 61: 350-366.

Kårehed, J. 2003. The family Pennantiaceae and its relationships to Apiales. *Bol. J. Linn. Soc.* 141: 1-24.

Karis, P. O. 1993. Morphological phylogenetics of the Asteraceae-Asteroideae, with notes on character evolution. *Plant Syst. Evol* 186: 69-93.

Karis, P. O., M. Källersjö, and K. Bremer. 1992. Phylogenetic analysis of the Cichorioideae (Asteraceae), with emphasis on the Mutisieae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 416-427.

Karis, P. O., P. Eldenäs, and M. Källersjö. 2001. New evidence for the systematic position of *Gundelia* L. with notes on delimitation of Arctoteae (Asteraceae). *Novon* 50:105-114.

Karol, K. G., Y. Suh, G. E. Schutz, and E. A. Zimmer. 2000. Molecular evidence for the phylogenetic position of *Takhtajania* in the Winteraceae: inference from nuclear ribosomal and chloroplast gene spacer sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 87: 414-432.

Karol, K. G., J. E. Rodman, E. Conti, and K. J. Sytsma. 1999. Nudeotide sequence of *rbcL* and phylogenetic relationships of *Setchellanthus caeruleus* (Setchellanthaceae). *Taxon* 48: 303-315.

Kato, H., S. Kawano, R. Terauchi, M. Ohara and F. H. Utech. 1995a. Evolutionary biology of *Trillium* and related genera (Trilliaceae). I. Restriction site mapping and variation of chloroplast DNA and its systematic implications. *Plant Species Biol.* 10:17-29.

Kato, H., R. Terauchi, F. H. Utech, and S. Kawano. 1995b. Molecular systematics of the Trilliaceae sensu lato as inferred from *rbcL* sequence data. *Mol. Phylog. Evol.* 4: 184-193.

Kaul, R. B. 1968. Floral morphology and phylogeny in the Hydrocharitaceae. *Phytomorphology* 18:13-35.

Kaul, R. B. 1970. Evolution and adaptation of the inflorescences in the Hydrocharitaceae. *Amer. J. Bot.* 57: 708-715.

Kaul, R. B. and E. C. Abbe. 1984. Inflorescence architecture and evolution in the Fagaceae. *J. Arnold Arbor.* 65: 375-401.

Kawakita, A. and M. Kato. 2004. Evolution of obligate pollination mutalism in New Caledonian *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). *Amer. J. Bot.* 91:410-415.

Kawano, S. and H. Kato. 1995. Evolutionary biology of *Trillium* and related genera (Trilliaceae). II. Cladistic analyses on gross morphological characters and phylogeny and evolution of the genus *Trillium*. *Plant Sp. Biol.* 10: 169-183.

Keating, R. C. 2004. Systematic occurrence of raphide crystals in Araceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 91: 495-504.

Kedves, M. 1989. Evolution of the Normapolles complex. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Grane and S. Blackmore (eds.), 1-7. Clarendon Press, Oxford.

Keeley S. C. and R. K. Jansen. 1991. Evidence from chloroplast DNA for the recognition of a new tribe, Tarchonantheae and the tribal placement of *Pluchea* (Asteraceae). *Syst. Bot.* 16: 173-181.

Kellogg, E A. and H. P. Lindler. 1995. Phylogeny of Poales. In *Monocotyledons: systematics and evolution*, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 511-542. Royal Botanic Gardens, Kew.

Kellogg, E. A. and L. Watson. 1993. Phylogenetic studies of a large data set. I. Bambusoideae, Andropogonidae and Pooideae (Gramineae). *Bot. Rev.* 59: 273-343.

Kelly, L. M. 1997. A cladistic analysis *of Asarum* (Aristolochiaceae) and implications for the evolution of herkogamy. *Amer. J. Bot.* 84: 1752-1765.

Kelly, L. M. and F. González. 2003. Phylogenetic relationships in Aristolochiaceae. *Syst. Bot. 28:* 236-249.

Keng, H. 1962. Comparative morphological studies in Theaceae. *Univ. Calif.Publ. Bot.* 33: 219-384.

Keng, H. 1993. Illiciaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 344-347. Springer-Verlag, Berlin.

Kennedy, H. 2000. Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae. In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 335-343. CSIRO, Collingwood, Australia.

Kers, L. E. 2003. Capparaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol 5, Malvales, Capparales and nonbetalain Caryophyllales, K. Kubitzki (ed.), 36-56. Springer-Verlag, Berlin.

Kessler, P. J. A. 1993a. Annonaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 93-129. Springer-Verlag, Berlin.

Kessler, P. J. A. 1993b. Menispermaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 402-418. Springer-Verlag, Berlin.

Killip, E. 1938. The American species of Passifloraceae. *Field Museum of Nat. Hist. Bot. Ser.* 19: 1-613.

Kim, J.-K. and R. K. Jansen. 1995. Phylogenetic implications of chloroplast DNA variation in the Berberidaceae. *Plant Syst. Evol. Suppl.* 9: 341-349.

Kim, J.-K. and R. K. Jansen. 1998a. Chloroplast DNA restriction site variation and phylogeny of the Berberidaceae. *Amer. J. Bot.* 85: 1766-1778.

Kim, J.-K. and R. K. Jansen. 1998b. Paraphyly of Jasminoideae and monophyly of Oleoideae in Oleaceae. *Amer. J. Bot.* 85(6) Suppl.: 139.

Kim, J.-K., R. K. Jansen, R. S. Wallace, H. J. Michaels, and J. D. Palmer. 1992. Phylogenetic implications of *rbcL* sequence variation in the Asteraceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 428-445.

Kim, S., C.-W. Park, Y.-D. Kim, and Y. Suh. 2001. Phylogenetic relationships in family Magnoliaceae inferred from *ndhF* sequences. *Amer. J. Bot.* 88: 717-728.

Kim, S., M.-J. You, V. A. Albert, J. S. Farris, P. S. Soltis, and D. E. Soltis. 2004. Phylogeny and diversification of B-function MADS-box genes in angiosperms: evolutionary and functional implications of a 260-million-year-old duplication. *Amer. f. Bot.* 91: 2102-2118.

Kim, Y.-D. and R. K. Jansen. 1998. Chloroplast DNA restriction site variation and phylogeny of the Berberidaceae. *Amer. J. Bot.* 85: 1766-1778.

Klak, C., A. Khunou, G. Reeves, and T. Hedderson. 2003. A phylogenetic hypothesis for the Aizoaceae (Caryophyllales) based on four plastid DNA regions. *Amer. J. Bot.* 90:1433-1445.

Kocyan, A. and P. K. Endress. 2001. Floral structure and development in *Apostasia* and *Neuwiedia* (Apostasioideae) and their relationship to other Orchidaceae. *Int. J. Plant Sci.* 162: 847-867.

Kocyan, A., Y-L. Qiu, P. K. Endress, and E. Conti. 2004. A phylogenetic analysis of Apostasioideae (Orchidaceae) based on ITS, *tmL-F* and *matK* sequences. *Plant Syst. Evol.* 247: 203-213.

Kornhall, P. and B. Bremer. 2004. New circumscription of the tribe Limoselleae (Scrophulariaceae) that includes the taxa of the tribe Manuleeae. *Bot J. Linn. Soc.* 146: 353-467.

Kral, R. 1992. A treatment of American Xyridaceae exclusive *of Xyris*. *Ann. Missouri Bot. Gard. 79:* 819-885.

Kral, R. B. 1966a. Eriocaulaceae of continental North America north of Mexico. *Sida* 2: 285-332.

Kral, R. B. 1966b. *Xyris* (Xyridaceae) of the continental United States and Canada. *Sida 2:* 177-260.

Kral, R. B. 1983. The Xyridaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 64: 421-29.

Kral, R. B. 1989. The genera of Eriocaulaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 70: 131-142.

Kral, R. B. 1998. Xyridaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 461-469. Springer-Verlag, Berlin.

Kress, W. J. 1990. The phylogeny and classification of the Zingiberales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 698-721.

Kress, W. J. 1995. Phylogeny of the Zingiberanae: morphology and molecules. In *Monocotyledons: systematics and evolution*, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler and C. J. Humphries (eds.), 443-460. Royal Botanic Gardens, Kew.

Kress, W. J., L. M. Prince, W. J. Hahn, and E. A. Zimmer. 2001. Unraveling the evolutionary radiation of the families of the Zingiberales using morphological and molecular evidence. *Syst. Biol* 50: 926-944.

Kress, W. J., L. M. Prince, and K. J. Williams. 2002. The phylogeny and a new classification of the gingers (Zingiberaceae): evidence from molecular data. *Amer. J. Bot.* 89: 1682-1619.

Kress, W. J., A. L. Liu, M. Neuman, and Q-J. Li. 2005. The molecular phylogeny of *Alpinia* (Zingiberaceae): a complex and polyphyletic genus of gingers. *Amer. J. Bot.* 92:167-178.

Kristiansen, K. A., M. Cilieborg, L. Drábková, T. Jørgensen, G. Petersen, and O. Seberg. 2005. DNA taxonomy-the riddle of *Oxychloë* (Juncaceae). *Syst. Bot.* 30: 284-289.

Kron, K. A. 1996. Phylogenetic relationships of Empetraceae, Epacridaceae, Ericaceae, Monotropaceae and Pyrolaceae: evidence from nucleotide ribosomal 18S sequence data. *Ann. Bot.* 77: 293-303.

Kron, K. A. 1997. Phylogenetic relationships of Rhododendroideae (Ericaceae). *Amer. J. Bot.* 84: 973-980.

Kron, K. A. and M. W. Chase. 1993. Systematics of the Ericaceae, Empetraceae, Epacridaceae and related taxa based on *rbcL* sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 735-741.

Kron, K. A. and J. M. King. 1996. Cladistic relationships of *Kalmia, Leiophyllum* and *Loiseleuria* (Phyllodoceae, Ericaceae) based on nucleotide sequences from *rbcL* and nuclear ribosomal internal transcribed spacer regions (TTS). Syst. *Bot.* 21: 17-29.

Kron, K. A. and W. S. Judd. 1990. Phylogenetic relationships within the Rhodoreae (Ericaceae) with specific comments on the placement of *Ledum*. *Syst. Bot.* 15: 57-68.

Kron, K. A. and W. S. Judd. 1997. Systematics of the *Lyonia* group (Andromedeae, Ericaceae) and the use of species as terminals in higherlevel cladistic analyses. *Syst. Bot.* 22: 479-492.

Kron, K. A., W. S. Judd, and D. M. Crayn. 1999. Phylogenetic analyses of Andromedeae (Ericaceae subiam. Vaccinioideae). *Amer. J. Bot.* 86: 1290-1300.

Kron, K. A., W. S. Judd, P. F. Stevens, D. M. Crayn, A. A. Anderberg, P. A. Gadek, C. J. Quinn, and J. L. Luteyn. 2002. A phylogenetic classification of Ericaceae: molecular and morphological evidence. *Bot. Rev.* 68: 335-423.

Kubitzki, K. 1993a. Betulaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 152-157. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. 1993b. Fagaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 301-309. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. 1993c. Myricaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 453-457. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. 1993d. Platanaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 521-522. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. (ed.) 1998a. *The families and genera of vascular plants*, vol. 3, Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae). Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. (ed.) 1998b. *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. 1998c. Cannaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 103-106. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. 1998d. Typhaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 457-461. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzk, K. 2003a. Introduction to Capparales. In *The families and genera of vascular plants*, Vol. 5, Malvales, Capparales, and nonbetalain Caryophyllales, K. Kubitzki and C. Bayer (eds.), 7-10. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. 2003b. Droseraceae. In *The families and genera of vascular plants, vol.* 5, Malvales, Capparales, and nonbetalain Caryophyllales, K. Kubitzki and C. Bayer (eds.), 198-202. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. 2004a. Cornaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 82-90. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. 2004b. Sarraceniaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 422-425. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. and M. W. Chase. 2003. Introduction to Malvales. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 5, Malvales, Capparales, and nonbetalain Caryophyllales, K. Kibutzki and C. Bayer (eds.), 12-16. Springer-Verlag, Berlin.

Kubitzki, K. and H. Kurz. 1984. Synchronized dichogamy and dioecy in neotropical Lauraceae. *Plant Syst. Evol.* 147: 253-266.

Kubitzki, K. and P. J. Rudall. 1998. Asparagaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 3, Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 125-129. Springer-Verlag, Berlin.

Kühn, U. and K. Kubitzki. 1993. Myristicaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V Bittrich (eds.), 457-467. Springer-Verlag, Berlin.

Kühn, U., V. Bittrich, R. Carolin, H. Freitag, I. C. Hedge, P. Uotila, and P. G. Wilson. 1993. Chenopodiaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, andV. Bittrich (eds.), 253-281. Springer-Verlag, Berlin.

Kuijt, J. 1969. *The biology of parasitic flowering plants*. Univ. California Press, Berkeley.

Kuijt, J. 1981. Inflorescence morphology of Loranthaceae: an evolutionary synthesis. *Blumea 27*:1-78.

Kuijt, J. 1982. The Viscaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 63: 401-10.

Kunze, H. 1990. *Morphology and evolution of the corona in Asclepiadaceae and related families*. Akad. der Wiss. und der Literatur. Tropische und subtropische Pflanzenwelt 76. Steiner Verlag, Mainz-Stuttgart.

Kunze, H. 1992. Evolution of the translator in Periplocaceae and Asclepiadaceae. *Plant Syst. Evol.* 185: 99-122.

La Duke, J. C. and J. Doebley. 1995. A chloroplast DNA-based phylogeny of the Malvaceae. *Syst. Bot.* 20: 259-271.

Lamb Frye, A. S. and K. A. Kron. 2003. *rbcL* phylogeny and character evolution in Polygonaceae. *Syst. Bot. 28:* 326-332.

Lammers, T. G. 1992. Circumscription and phylogeny of the Campanulales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 388-413.

Landolt, E. 1980. *Biosystematic investigation in the family of duckweeds (Lemnaceae)*, vol. 1, Key to the determination of taxa within the family of Lemnaceae. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich 70: 13-21.

Landolt, E. 1986. *Biosystematic investigation in the family of duckweeds (Lemnaceae)*, vol. 2, *The family of Lemnaceae, a monographic study*, vol. 1. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich 71: 1-566.

Landolt, E. and R. Kandeler. 1987. *Biosystematic investigation in the family of duckweeds (Lemnaceae)*, vol. 4, *The family of Lemnaceae, a monographic study*, vol. 2. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich 95: 1-638.

Lane, M. A. 1996. Pollination biology of Compositae. In *Compositae: biology and utilization*.

Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, P. D. S. Caligari and D. J. N. Hind (eds.), 61-80. Royal Botanic Garden, Kew.

Långström, E. and M. W. Chase. 2002. Tribes of Boraginoideae (Boraginaceae) and placement of *Antiphytum, Echiochilon, Ogastemma* and *Sericostoma:* a phylogenetic analysis based on *atpB* plastid DNA sequence data. *Plant Syst. Evol.* 234: 137-153.

Larsen, K., J. M. Lock, H. Maas, and P. J. M. Maas. 1998. Zinbiberaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 474-495. Springer-Verlag, Berlin.

Lavin, M., P. S. Herendeen, and M. F. Wojciechowski. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Syst. Biol.* 54: 475-594.

Lawrence, G. H. M. 1951. *Taxonomy of vascular plants.* Macmillan, New York.

Lee, S. and J. Wen. 2001. A phylogenetic analysis of *Prunus* and the Amygdaloideae (Rosaceae) using LTS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Amer. J. Bot.* 88: 150-160.

Leins, P. and C. Erbar. 1990. On the mechanism of secondary pollen presentation in the Campanulales-Asterales complex. *Bot. Acta* 103: 87-92.

Leins, P. and C. Erbar. 1994. Putative origin and relationships of the order from the viewpoint of developmental flower morphology. In *Caryophyllales: evolution and systematics,* H.-D. Behnke and T. J. Mabry (eds.), 303-316. Springer-Verlag, Berlin.

Leins, P. and C. Erbar. 2003. Floral developmental features and molecular data in plant systematics. In *Deep morphology,* T. F. Stuessy, V. Mayer, and E. Hörandl (eds.), 81-105. A. R. G. GanterVerlag K. G., Ruggell.

Lersten, N. R. 1975. Colleter types in Rubiaceae, especially in relation to the bacterial leaf nodule symbiosis. *Bot. J. Linn. Soc.* 71: 311-319.

Lersten, N. R. and J. M. Beaman. 1998. First report of oil cavities in Scrophulariaceae and reinvestigation of air spaces in leaves of *Leucophyllum frutescens. Amer. J. Bot.* 85: 1646-1649.

Les, D. H. 1988. The origin and affinities of the Ceratophyllaceae. *Taxon* 37: 326-435.

Les, D. H. 1989. The evolution of achene morphology in *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae). IV. Summary of proposed relationships and evolutionary trends. *Syst. Bot.* 14: 254-262.

Les, D. H. 1993. Ceratophyllaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 246-250. Springer-Verlag, Berlin.

Les, D. H. and D. J. Crawford. 1999. *Landoltia* (Lemnaceae), a new genus of duckweeds. *Novon 9:* 530-533.

Les, D. H. and R. R. Haynes. 1995. Systematics of subclass Alismatidae: A synthesis of approaches. In *Monocotyledons: systematics and evolution,* vol. 2, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 353-377. Royal Botanic Gardens, Kew.

Les, D. H., D. K. Garvin, and C. F. Wimpee. 1991. Molecular evolutionary history of ancient aquatic angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 10119-10123.

Les, D. H., M. A. Cleland, and M. Waycort. 1997a. Phylogenetic studies in Alismatidae, II: Evolution of marine angiosperms (seagrasses) and hydrophily. *Syst. Bot.* 22: 443-163.

Les, D. H., E. Landolt, and D. J. Crawford. 1997b. Systematics of the Lemnaceae (duckweeds): inferences from micromolecular and morphological data. *Plant Syst. Evol.* 204: 161-177.

Les, D. H., E. L. Schneider, D. J. Padgett, R. S. Soltis, D. E. Soltis, and M. Zanis. 1999. Phylogeny classification and floral evolution of water lilies (Nymphaeaceae; Nymphaeales): a synthesis of nonmolecular, *rbcL, matK,* and 18S rDNA data. *Syst. Bot.* 24: 28-46.

Les, D. H., D. J. Crawford, E. Landolt, J. D. Gabel, and R. T. Kimball. 2002. Phylogeny and systematics of Lemnaceae, the duckweed family. *Syst. Bot.* 27: 221-240.

Les, D. H., M. L. Moody, and C. L. Soros. 2006. A reappraisal of phylogenetic relationships in the monocotyledon family Hydrocharitaceae (Alismatidae). *Aliso* 22: 211-230.

Levin, G. A. 1986. Systematic foliar morphology of Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). III. Cladistic analysis. *Syst. Bot.* 11: 515-530.

Levin, R. A., W. L. Wagner, P. C. Hoch, M. Nepokroeff, J. C. Pires, E. A. Zimmer, and K. J. Sytsma. 2003. Family-level relationships of Onagraceae based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* data. *Amer. J. Bot.* 90: 107-115.

Lewis, G., B. Schrire, B. Mackinder, and M. Lock (eds.). 2005. *Legumes of the world.* Royal Botanic Gardens, Kew.

Li, J., A. L. Bogle, and A. S. Klein. 1999. Phylogenetic relationships of the Hamamelidaceae inferred from sequences of internal transcribed spacers (LTS) of nuclear ribosomal DNA. *Amer. J. Bot.* 86:1027-1037.

Li, R.-Q., Z.-D. Chen, A.-M. Lu, D. E. Soltis, P. S. Soltis, and P. S. Manos. 2004. Phylogenetic relationships in Fagales based on DNA sequences from three genomes. *Int. J. Plant Sci.* 165: 311-324.

Lidén, M. 1986. Synopsis of Fumarioideae (Papaveraceae) with a monograph of the tribe Fumarieae. *Opera Bot.* 88: 5-129.

Lidén, M. 1993. Fumariaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer and V. Bittrich (eds.), 310-318. Springer-Verlag, Berlin.

Linder, H. P. 1985. Conspectus of the African species of Restionaceae. *Bothalia* 15: 387-503.

Linder, H. P. 2000. Vicariance, climate change, anatomy and phylogeny of Restionaceae. *Bol. J. Linn. Soc.* 134:159-177.

Linder, H. P. and E. A. Kellogg. 1995. Phylogenetic patterns in the commelinid clade. In *Monocotyledons: systematics and evolution,* P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 473-196. Royal Botanic Gardens, Kew.

Linder, H. P., B. G. Briggs, and L. A. S. Johnson. 1998. Anarthriaceae, pp. 19-20, Ecdeiocoleaceae, 195-196, and Restionaceae, 425-4, In *The families and genera of vascular plants,* vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.). Springer-Verlag, Berlin.

Linder, H. E, B. G. Briggs, and L. A. S. Johnson. 2000a. Restionaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 425-445. Springer-Verlag, Berlin.

Linder, H. P., B. G. Briggs, and L. A. S. Johnson. 2000b. Restionaceae: a morphological phylogeny. In *Monocots: systematics and evolution,* K. L. Wilson, and D. A. Morrison (eds.), 653-660. CSIRO Publ., Collingwood, Australia.

Litt, A. and V. F. Irish. 2003. Duplication and diversification in the APETALA/FRUTT-FULL floral homeotic gene lineage: implications for the evolution of floral development. *Genetics* 165: 821-833.

Loconte, H. 1993. Berberidaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 147-152. Springer-Verlag, Berlin.

Loconte, H. and J. R. Estes. 1989. Phylogenetic systematics of Berberidaceae and Ranunculales (Magnoliidae). *Syst. Bot.* 14: 565-579.

Loconte, T. and D. W. Stevenson. 1991. Cladistics of the Magnoliidae. *Cladistics* 7: 267-296.

Loconte, H., L. M. Campbell, and D. W. Stevenson. 1995. Ordinal and familial relationships of ranunculid genera. *Plant Syst. Evol.* Suppl. 9: 99-118.

Lohmann, L. G. 2006a. Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignonieae, Bignoniaceae). *Amer. J. Bot.* 93: 304-318.

Lohmann, L. G. 2006b. A new generic classification of Bignonieae (Bignoniaceae) based on molecular phylogenetic data and morphological synapomorphies. *Ann. Missouri Bot. Gard.* In press.

Long, R. W. 1970. The genera of Acanthaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 51: 257-309.

Londono, A. C., E. Alvarez, E. Forero, and C. M. Morton. 1995. A new genus and species of Dipterocarpaceae from the Neotropics. I. Introduction, taxonomy, ecology and distribution. *Brittonia* 47: 225-236.

Lowden, R. M. 1973. Revision of the genus *Pontederia* L. *Rhodora* 75: 426-83.

Lu, A.-M. 1990. A preliminary dadistic study of the families of the superorder Lamiiflorae. *Bot. J. Linn. Soc.* 103:39-57.

Lucas, E. J., S. R. Belsham, E. M. N. Lughadha, D. A. Orlovich, C. M. Sakuragui, M. W. Chase, and P. G. Wilson. 2005. Phylogenetic patterns in the fleshy-fruited Myrtaceae: preliminary molecular evidence. *Plant Syst. Evol.* 251: 35-51.

Lüders, H. 1907. Systematische Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. *Bol. Jahrb.* 40: 1-38.

Lundberg, J. and K. Bremer. 2003. A phylogenetic study of the order Asterales using one morphological and three molecular data sets. *Int. J. Plant Sci.* 164: 553-578.

Mabry, T. J. 1973. Is the order Centrospermae monophyletic? In *Chemistry in botanical classification,* G. Bendz and J. Santesson (eds.), 275-285. Academic Press, New York.

Mabry, T. J. 1976. Pigment dichotomy and DNA-DNA hybridization data for Centrospermous families. *Plant Syst. Evol.* 126: 79-94.

Mabry, T. J., L. Kilmer, and C. Chang. 1972. The betalains: structure, function and biogenesis and the plant order Centrospermae. In *Recent advances in phytochemistry*, vol. 5, Structural and functional aspects of phytochemistry, V. C. Runeckles and T. C. Tso (eds.), 105-134. Academic Press, London.

MacDonald, A. D. 1974. Floral development in *Comptonia peregrina* (Myricaceae). *Canad. J. Bot.* 52: 2165-2169.

MacDonald, A. D. 1977. Myricaceae: floral hypothesis for *Gale* and *Comptonia*. *Canad. J. Bot.* 55: 2636-2651.

MacDonald, A. D. 1978. Organogenesis of the male inflorescence and flowers of *Myrica esculenta*. *Canad. J. Bot.* 56: 2415-2423.

MacDonald, A. D. 1979a. Development of the female flower and gynecandrous partial inflorescence of *Myrica californica*. *Canad. J. Bot.* 57: 141-151.

MacDonald, A. D. 1979b. Inception of the cupule of *Quercus macrocarpa* and *Fagus grandifolia*. *Canad. J. Bot.* 57:1777-1782.

MacDonald, A. D. 1989. The morphology and relationships of the Myricaceae. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 147-165. Clarendon Press, Oxford.

Maguire, B. and P. S. Ashton. 1977. Pakaramoideae, Dipterocarpaceae of the Western Hemisphere. II. Systematic, geographic, and phyletic considerations. *Taxon* 26: 359-368

Maheshwari, S. C. 1958. *Spirodela polyrrhiza:* link between the aroids and the duckweeds. *Nature* 181:1745-1746.

Manchester, S. R. 1987. The fossil history of the Juglandaceae. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 21:1-137.

Manchester, S. R. 1989. Systematics and fossil history of the Ulmaceae. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 221-251. Clarendon Press, Oxford.

Manchester, S. R. and B. H. Tiffney. 2001. Integration of paleobotanical and neobotanical data in the assessment of phytogeographic history of holartic angiosperm clades. *Int. J. Plant Sci.* 162 (6, Suppl.): 519-527.

Manen, J. E, A. Natalil, and F. Ehrendorfer. 1994. Phylogeny of Rubiaceae-Rubieae inferred from the sequence of a cp-DNA intergene region. *Plant Syst. Evol.* 190: 195-211.

Manhart, J. R. and J. H. Rettig. 1994. Gene sequence data. In *Caryophyllales: evolution and Systematics*, H.-D. Behnke and T. J. Mabry (eds.), 235-246. Springer-Verlag, Berlin.

Mann, L. K. 1959. The *Allium* inflorescence: some species of the section *Molium*. *Amer. J. Bot.* 46: 730-739.

Manning, J. C., P. Goldblatt, and M. F. Fay. 2004. A revised generic synopsis of Hyacintheaceae in sub-Saharan África, based on molecular evidence, including new combinations and the new tribe Pseudoprospereae. *Edinburgh J. Bot.* 60: 533-568.

Manning, S. D. 2000. The genera of Bignoniaceae in the southeastern United States. *Haward Pap. Bot.* 5:1-77.

Manning, W. E. 1938. The morphology of the flower of the Juglandaceae. I. The inflorescence. *Amer. J. Bot.* 25: 407-419.

Manning, W. E. 1940. The morphology of the flower of the Juglandaceae. II. The pistillate flowers and fruit. *Amer. J. Bot. 27:* 839-852.

Manning, W. E. 1948. The morphology of the flower of the Juglandaceae. III. The staminate flowers. *Amer. J. Bot.* 35: 606-621.

Manning, W. E. 1978. The classification within the Juglandaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65: 1058-1087.

Manos, P. S. 1997. Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequences: taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. *Amer. J. Bot.* 84:1137-1155.

Manos, P. S. and K. P. Steele. 1997. Phylogenetic analyses of "higher" Hamamelididae based on plastid sequence data. *Syst. Bot. 84:*1407-1419.

Manos, P. S. and D. E. Stone. 2001. Evolution, phylogeny and Systematics of the Juglandaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 231-269.

Manos, P. S., K. C. Nixon and J. J. Doyle. 1993. Cladistic analysis of restriction site variation within the chloroplast DNA inverted repeat region of selected Hamamelididae. *Syst. Bot.* 18: 551-562.

Manos, P. S., J. J. Doyle, and K. C. Nixon. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Mol Phylog. and Evol.* 12: 333-349.

Manos, P. S., Z.-K. Zhou, and C. H. Cannon. 2001. Systematics of Fagaceae: phylogenetic tests of reproductive trait evolution. *Int J. Plant Sci.* 162:1361-1379.

Martins, T. R. and T. J. Barkman. 2005. Reconstruction of Solanaceae phylogeny using the nuclear gene SAMT. *Syst. Bot.* 30: *135-447.*

Mast, A. R. 1998. Molecular systematics of subtribe Banksiinae *(Banksia* and *Dryandra;* Proteaceae) based on cpDNA and nrDNA sequence data: implications for taxonomy and biogeography. *Austr. Syst. Bot.* 11: 321-342.

Mast, A. R., S. Kelso, A. J. Richards, D. L. Lang, D. M. S. Feller, and E. Conti. 2001. Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on noncoding chloroplast DNA. *Int. J. Plant Sci.* 162: 1138-1400.

Mathews, S. 2006. The positions of *Ceratophyttum* and *Chloranthaceae* inferred from phytochrome data. Abstract. *Botany 2006:*2QQ 38.

Mathews, S. and M. J. Donoghue. 1999. The root of angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochrome genes. *Science* 286: 947-950.

Mathews, S. and M. J. Donoghue. 2000. Basal angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochromes A and C. *Int. J. Plant Sci.* 161(6) (Suppl.): S41-S55.

Matthews, M. L. and P. K. Endress. 2004. Comparative floral structure and systematics in Cucurbitales (Corynocarpaceae, Coriariaceae, Tetramelaceae, Datiscaceae, Begoniaceae, Cucurbitaceae, and Anisophylleaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 145:129-185.

Matthews, M. L. and P. K. Endress. 2005. Comparative floral structure and systematics in Celastrales (Celastraceae, Parnassiaceae, Lepidobotryaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 149: 129-194.

Mayo, S. J., J. Bogner, and P. Boyce. 1995. The Arales. In *Monocotyledons: Systematics and evolution*, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 277-286. Royal Botanic Gardens, Kew.

Mayo, S. J., J. Bogner, and P. C. Boyce. 1998. Araceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 26-74. Springer-Verlag, Berlin.

Mayr, E. M. and A. Weber. 2006. Calceolariaceae: floral development and systematic implications. *Amer.J. Bot.* 93: 327-343.

McDade, L. A. and M. L. Moody. 1999. Phylogenetic relationships among Acanthaceae: evidence from noncoding *tmL-trnF* chloroplast DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 86: 70-80.

McDade, L. A., S. E. Masta, M. L. Moody, and E. Waters. 2000. Phylogenetic relationships among Acanthaceae: evidence from two genomes. *Syst. Bot.* 25:106-121.

McDaniel, S. T. 1971. The genus *Sarracenia* (Sarraceniaceae). *Bull. Tall Timbers Res. Sta. 9:* 1-36.

McKelvey, S. D. and K. Sax. 1933. Taxonomic and cytological relationships of *Yucca* and *Agave*. *J. Arnold Arbor.* 14: 76-80.

McKey, D. 1989. Interactions between ants and leguminous plants. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 29: 673-718.

McPherson, M. A. and S. W. Graham. 2001. Inference of Asparagales phylogeny using a large chloroplast data set. Abstract. *Botany 2001:* 126.

Meacham, C. A. 1980. Phylogeny of the Berberidaceae with an evaluation of classifications. *Syst. Bot* 5: 149-172.

Medan, D. and C. Schirarend. 2004. Rhamnaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 320-338. Springer-Verlag, Berlin.

Meerow, A. W. 1995. Towards a phylogeny of Amaryllidaceae. In *Monocotyledons: Systematics and evolution*, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 169-179. Royal Botanic Gardens, Kew.

Meerow, A. W. and D. A. Suijman. 1998. Amaryllidaceae In *The families and genera of vascular plants*, vol. 3. Monocotyledons: Liliinae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 83-110. Springer-Verlag, Berlin.

Meerow, A. W. and D. A. Suijman. 2006. The neverending story: multigene approaches to the phylogeny of Amaryllidaceae. *Aliso* 22: 355-366.

Meerow, A. W., M. F. Fay, C. L. Guy, Q.-B. Li, F. Q. Zaman, and M. W. Chase. 1999a. Systematics of Amaryllidaceae based on cladistic analysis of plastid *rbcL* and *tmL-F* sequence *data*. *Amer. J. Bot.* 86: 1325-1345.

Meerow, A. W., M. F. Fay, M. W. Chase, C. L. Guy, and Q.-B. Li. 1999b.The new phylogeny of the Amaryllidaceae. *Herbertia* 54: 180-203.

Meerow, A., M. F. Fay, M. W. Chase, C. 1. Guy, Q.-B. Li, D. Snijman, and S.-L. Yang. 2000a. Phylogeny of Amaryllidaceae: molecules and morphology. In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 372-386. CSIRO, Collingwood, Australia.

Meerow, A. W., C. L. Guy, Q.-B. Li, and S.-L. Yang. 2000b. Phylogeny of the American Amaryllidaceae based on nrDNA ITS sequences. *Syst. Bot.* 25: 708-726.

Meeuse, A. D. J. 1975. Taxonomic relationships of Salicaceae and Flacourtiaceae. *Acta Bot. Neerl.* 24: 437-457.

Meeuse, B. J. D. and E. L. Schneider. 1979. *Nymphaea* revisited: a preliminary communication. *Israel J. Bot.* 28: 65-79.

Mennega, A. M. W. 1982. Stem strucrure of New World Menispermaceae. *J. Arnold Arbor.* 63: 145-171.

Mészáros, S., J. de Laet and E. Smets. 1996. Phylogeny of temperate Gentianaceae: a morphological approach. *Syst. Bot.* 21: 153-168.

Meurer-Grimes, B. 1995. New evidence for the systematic significance of acylated spermidines and flavonoids in pollen of higher Hamamelidae. *Brittonia* 47: 130-142.

Michaels, H. J., K. M. Scott, R. G. Olmstead, T. Szaro, R. K. Jansen, and J. D. Palmer. 1993. Interfamilial relationships of the Asteraceae: insights from *rbcL* sequence variation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 742-751.

Michelangeli, F. A., J. I. Davis and D. W. Stevenson. 2003. Phylogenetic relationships among Poaceae and related families as inferred from morphology, inversions in the plastid genome, and sequence data from the mitochondrial and plastid genomes. *Amer.J. Bot.* 90:93-106.

Michelangeli, F. A., D. S. Penneys, J. Giza, D. Soltis, M. H. Hils, and J. Dan Skean, Jr. 2004. Preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon* 53: 279-290.

Miller, N. G. 1970. The genera of Cannabaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 51: 185-203.

Miller, N. G. 1971a. The genera of Polygalaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 52: 267-284.

Miller, N. G. 1971b. The genera of Urticaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 52: 40-68.

Miller, N. G. 1990. The genera of Meliaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 71: 453-486.

Miller, N. G. 2001. The Callitrichaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* 5(2): 277-301.

Möller, M. and Q. C. B. Cronk. 1997. Origin and relationships of *Saintpaulia* (Gesneriaceae) based on ribosomal DNA internal transcribed spacer (ITS) sequences. *Amer. J. Bot.* 84: 956-965.

Molvray, N., P. J. Kores, and M. W. Chase. 2000. Polyphyly of mycoheterotrophic orchids and functional influences on floral and molecular characters. In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 441-448. CSIRO, Collingwood, Australia.

Moore, H. E. 1973. The major groups of palms and their distribution. *Gentes Herb.* 11: 27-141.

Moore, H. E. and N. W. Uhl. 1982. The major trends of evolution in palms. *Bot. Rev.* 48: 1-69.

Morgan, D. R. and D. E. Soltis. 1993. Phylogenetic relationships among members of Saxifragaceae sensu lato based on *rbcL* sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 631-660.

Morgan, D. R., D. E. Soltis and K. R. Robertson. 1994. Systematic and evolutionary implications of *rbcL* sequence variation in Rosaceae. *Amer.J. Bot.* 81: 890-903.

Mori, S. A., G. T. Prance, and A. B. Bolten. 1978. Additional notes on the floral biology of neotropical Lecythidaceae. *Brittonia* 30: 113-130.

Mori, S. A. and G. T. Prance. 1990. Lecythidaceae. Part II. The zygomorphic-flowered New World genera (*Couroupita, Corythophora, Bertholletia, Couratari, Eschweilera,* and *Lecythis*). *Flora Neotrop. Monogr.* 21(11): 1-376.

Morley, T. 1976. Memecyleae (Melastomataceae). *Flora Neotropica Monographs* 15: 1-295.

Mort, M. E., D. E. Soltis and P. S. Soltis. 1998. Molecular systematics of Crassulaceae based on *matK* sequence data. *Amer. J. Bot.* 85(6) Suppl.: 145-146.

Mort, M. E., D. E. Soltis, P. S. Soltis, J. Francisco-Ortega, and A. Santos-Guerra. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from *matK* sequence data. *Amer.J. Bot.* 88: 76-91.

Morton, C. M. 1995. A new genus and species of Dipterocarpaceae from the Neotropics. E. Stem anatomy. *Brittonia* 47: 237-247.

Morton, C. M., M. W. Chase, and J. Kallunki. 1996. Evaluation of the six subfamilies of Rutaceae using evidence from *rbcL* sequence variation. *Amer. J. Bot.* 83(6) Suppl.: 180-181.

Morton, C. M., K. A. Kron, and M. W. Chase. 1997a. A molecular evaluation of the monophyly of the order Ebenales based upon *rbcL* sequence data. *Syst. Bot.* 21: 567-586.

Morton, C. M., S. A. Mori, G. T. Prance, K. G. Karol, and M. W. Chase. 1997b. Phylogenetic relationships of Lecythidaceae: a cladistic analysis using *rbcL* sequence and morphological data. *Amer. J. Bot.* 84: 530-549.

Morton, C. M., G. T. Prance, S. M. Mori, and L. G. Thorburn. 1998. Recircumscription of the Lecythidaceae. *Taxon* 47: 817-827.

Morton, C. M., M. Grant, and S. Blackmore. 2003. Phylogenetic relationships of the Aurantioideae inferred from chloroplast DNA sequence data. *Amer. J. Bot.* 90: 1463-1469.

Moseley, M. F., E. L. Schneider, and P. S. Williamson. 1993. Phylogenetic interpretations from selected floral vasculature characters in the Nymphaeaceae sensu lato. *Aquatic Bot.* 44: 325-342.

Muellner, A. N., R. Samuel, S. A. Johnson, M. Cheek, T. D. Pennington, and M. W. Chase. 2003. Molecular phylogenetics of Meliaceae (Sapindales) based on nuclear and plastid DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 90: 471-80.

Muller, J. and P. W. Leenhouts. 1976. A general survey of pollen types in Sapindaceae in relation to taxonomy. In *The evolutionary significance of the exine*. Linn. Soc. Symp. Ser. No. 1, I. K. Ferguson and J. Muller (eds.), 407-455. Academic Press, London.

Müller, K. and T. Borsch. 2005. Phylogenetics of Amaranthaceae based on *matK/trnK* sequence data: evidence from parsimony, likelihood, and Bayesian analyses. *Ann. Missouri Bot. Gard. 92:* 66-102.

Muller, K., T. Borsch, L. Legendre, S. Porembski, and W. Barthlott. 2000. A phylogeny of Lentibulariaceae based on sequences of *matK* and adjacent noncoding regions. *Amer.J. Bot.* 87(6) (Suppl.): S145-S146.

Munro, S. L. and H. P. Linder. 1998. The phylogenetic position of *Prionium* (Juncaceae) within the order Juncales based on morphological and *rbcL* sequence data. *Syst. Bot.* 23: 43-55.

Munzinger, J. K. and H. E. Ballard, Jr. 2003. *Hekkingia* (Violaceae), a new arborescent violet genus from French Guiana, with a key to genera in the family. *Syst. Bot.* 28: 345-351.

Murrell, Z. E. 1993. Phylogenetic relationships in Corrais (Cornaceae). *Syst. Bot.* 18: 469-495.

Musaya, A. M., D. A. Simpson, M. W. Chase, and A. Culham. 1998. An assessment of suprageneric phylogeny in Cyperaceae using *rbcL* DNA sequences. *Plant Syst. Evol.* 211: 257-271.

Muschner, V. C., A. P. Lorenz, A. C. Cervil, S. L. Bonatto, T. T. Souza-Chies, F. M. Salzano, and L. B. Freitas. 2003. A first molecular phylogenetic analysis of *Passiflora* (Passifloraceae). *Amer. J. Bot.* 90: 1229-1238.

Nandi, O. I. 1998. Floral development and systematics of Cistaceae. *Plant Syst. Evol.* 212: 107-134.

Nandi, O. I., M. W. Chase, and P. L. Endress. 1998. A combined cladistic analysis of angiosperms using *rbcL* and nonmolecular data sets. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 137-212.

Neyland, R. 2001. A phylogeny inferred from large ribosomal subunit (26S) rDNA sequences suggests that *Cuscuta* is a derived member of Convolvulaceae. *Brittonia* 53:108-114.

Neyland, R. and L. E. Urbatsch. 1995. A terrestrial origin for the Orchidaceae suggested by a phylogeny inferred from *ndhF* chloroplast gene sequences. *Lindleyana* 10: 244-251.

Neyland, R. and L. E. Urbatsch. 1996. Phylogeny of subfamily Epidendroideae (Orchidaceae) inferred from *ndhF* chloroplast gene sequences. *Amer. J. Bot.* 83: 1195-1206.

Nicholas, A. and H. Baijnath. 1994. A consensus classification for the order Gentianales with additional details on the suborder Apocynineae. *Bol. Rev.* 60: 440-82.

Nickrent, D. L. and D. E. Soltis. 1995. A comparison of angiosperm phylogenies based upon complete 18S rDNA and *rbcL* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 83: 208-234.

Nickrent, D. L. and R. J. Duff. 1996. Molecular studies of parasitic plants using ribosomal RNA. In *Advances in parasitic plant research*, M. T. Moreno, J. I. Cubero, D. Nerner, D. Joel, L. J. Musselman, and C. Parker (eds.), 28-52. Dirección General de Investigación Agraria, Córdoba, Spain.

Nickrent, D. L., R. J. Duff, A. E. Colwell, A. D. Wolfe, N. D. Young, K. E. Steinem, and C. W.

de Pamphilis. 1998. Molecular phylogenetic and evolutionary studies of parasitic plants. In *Molecular systematics of plants*, vol. 2, DNA sequencing. D. Soltis, P. Soltis and J. Doyle (eds.), Chapter 8. Kluwer Academic, Boston.

Nickrent, D. L., A. Blarer, Y.-L. Qiu, D. E. Soltis, P. S. Soltis, and M. Zanis. 2002. Molecular data place Hydnoraceae with Aristolochiaceae. *Amer. J. Bot.* 89: 1809-1817.

Nilsson, L. A., E. Rabakonandrianina, B. Pettersson, and J. Ranaivo. 1990. "Ixoroid" secondary pollen presentation and pollination by small moths in the Malagasy treelet *Ixora platythyrsa* (Rubiaceae). *Plant Syst. Evol.* 170:161-175.

Nixon, K. C. 1989. Origins of Fagaceae. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Crane, and S. Blackmore (eds.), 23-43. Clarendon Press, Oxford.

Nixon, K. C. and J. M. Poole. 2003. Revision of the Mexican and Guatemalan species of *Platanus* (Platanaceae). *Lundellia 6:* 103-137.

Nixon, K. C., R. J. Jensen, P. S. Manos, and C. H. Muller. 1995, Fagaceae. In *Flora North America*, vol. 3, 436-506.

Nooteboom, H. P. 1993. Magnoliaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 391-401. Springer-Verlag, Berlin.

Nordenstam, B. 1998. Colchicaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 3, Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 175-185. Springer-Verlag, Berlin.

Norman, E. M. and D. Clayton. 1986. Reproductive biology of two Florida paw-paws: *Asimina obovata* and *A. pygmaea* (Annonaceae). *Bull. Torrey Bot. Club* 113: 16-22.

Nyananyo, B. L. 1990. Tribal and generic relationships in the Portulacaceae (Centrospermae). *Feddes Repert.* 101: 237-241.

Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *tmL-tmF* sequences. *Amer. J. Bot.* 89: 312-326.

Nyffeler, R. 2007. The closest relatives of cacti: insights from phylogenetic analyses of chloroplast and mitochondrial sequences with special emphasis on relationships in the tribe Anacampseroteae. *Amer. J. Bot.* 94: 89-101.

Oh, S.-H. and P. S. Manos. 2006. Cups, nuts, and catkins: a phylogeny of Fagaceae based on CRABS CLAW sequences. Abstract. *Botany 2006:* 246.

O'Kane, S. L., Jr., I. A. Al-Shehbaz. 2003. Phylogenetic position and generic limits of *Arabidopsis* (Brassicaceae) based on sequences of nuclear ribosomal DNA. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 90: 603-612.

Okomoto, M. 1989. New interpretation of the inflorescence of *Fagus* drawn from the developmental study of *Fagus crenata*, with description of an extremely monstrous cupule. *Amer. J. Bot.* 76: 14-22.

Oldeman, R. A. A. 1989. Biological implications of leguminous tree architecture. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 29: 17-34.

Olmstead, R. and D. Ferguson. 2001. A molecular phylogeny of the Boraginaceae/ Hydrophyllaceae. Abstract. *Botany 2001:* 131.

Olmstead, R. and J. D. Palmer. 1991. Chloroplast DNA and systematics of the Solanaceae. In *Solanaceae 5: Taxonomy, chemistry, evolution*, J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee, and N. Estrada (eds.), 161-168. Royal Botanic Gardens, Kew.

Olmstead, R. G. and J. D. Palmer. 1992. A chloroplast DNA phylogeny of the Solanaceae: subfamilial relationships and character evolution. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 346-360.

Olmstead, R. G., H. J. Michaels, K. M. Scott, and J. D. Palmer. 1992a. Monophyly on the Asteridae and identification of their major lineages inferred from DNA sequences of *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard. 79:* 249-265.

Olmstead, R. G. and P. A. Reeves. 1995. Evidence for the polyphyly of the Scrophulariaceae based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 176-193.

Olmstead, R. G., K. M. Scott, and J. D. Palmer. 1992b. A chloroplast DNA phylogeny for the Asteridae: implication for the Lamiales. In *Advances in labiate science*, R. M. Harley and T. Reynolds (eds.), 19-25. Royal Botanic Gardens, Kew.

Olmstead, R. G., B. Bremer, K. M. Scott, and J. D. Palmer. 1993. A parsimony analysis of the Asteridae sensu lato based on *rbcL* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 700-722.

Olmstead, R. G. and J. A. Sweere. 1994. Combining data in phylogenetic systematics: an empirical approach using three molecular data sets in the Solanaceae. Syst. *Biol.* 43: 467-481.

Olmstead, R. G., J. A. Sweere, R. E. Spangler, L. Bohs, and J. D. Palmer. 1995. Phylogeny and provisional classification of the Solanaceae based on chloroplast DNA. In *Solanaceae IV*, M. Nee, D. E. Symon, R. N. Lester, and J. P. Jessop (eds.), 111-137. Royal Botanic Gardens, Kew.

Olmstead, R. G. and J. D. Palmer. 1997. Implications for the phylogeny, classification and biogeography of *Solanum* from cpDNA restriction site variation. *Syst. Bot.* 22: 19-29.

Olmstead, R. G., K.-J. Kim, R. K. Jansen, and S. J. Wagstaff. 2000. The phylogeny of the Asteridae sensu lato based on chloroplast *ndhF* gene sequences. *Mol. Phylogenetics and Evol.* 16: 96-112.

Olmstead, R. G. and D. Ferguson. 2001. A molecular phylogeny of Boraginaceae/ Hydrophyllaceae. Abstract. *Botany 2001:* 131.

Olmstead, R. G., J. A. Sweere, R. E. Spangler, L. Bohs, and J. D. Palmer. 1999. Phylogeny and provisional clasification of the Solanaceae based on chloroplast DNA. In *Solanaceae W: advances in biology and utilization*. M. Nee, D. Symon, R. N. Lester, and J. P. Jessop (eds.), 111-137, Royal Botanic Gardens, Kew.

Olmstead, R. G., C. W. de Pamphilis, A. D. Wolfe, N. D. Young, W. J. Elisons, and P. A. Reeves. 2001. Disintegration of the Scrophulariaceae. *Amer. J. Bot.* 88: 348-361.

Olmstead, R. and 17 others. 2000b. A synoptical classification ofthe Lamiales. Version 1.0 (in progress). [Documento não-publicado].

Omori, Y. and S. Terabayashi. 1993. Gynoecial vascular anatomy and its systematic implications in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales). *J. Plant Res.* 106: 249-258.

Orgaard, M. 1991. The genus *Cabomba* (Cabombaceae): a taxonomic study. *Nordic J. Bot.* 11: 179-203.

Ornduff, R. 1966. The breeding system of *Pontederia cordata* L. *Bull. Torrey Bot. Club* 93: 407-416.

Ornduff, R. 1972. The breakdown of trimorphic incompatibility in *Oxalis* section *corniculatae*. *Evolution* 26: 52-65.

Osborn, J. M. and E. L. Schneider. 1988. Morphological studies of Nymphaeaceae sensu lato. XVI. The floral biology of *Brasenia schreberi*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 778-794.

Osborn, J. M., T. N. Taylor, and E. L. Schneider. 1991. Pollen morphology and ultrastructure of the Cabombaceae: correlations with pollination biology. *Amer. J. Bot. 78:* 1367-1378.

Ownbey, M. 1950. Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. *Amer. J. Bot.* 37: 487-499.

Oxelman, B., M. Backlund, and B. Bremer. 1999. Relationships of the Buddlejaceae s. l. investigated using parsimony Jackknife and Branch Support Analysis of chloroplast *ndhF* and *rbcL* sequence data. *Syst. Bot.* 24: 164-182.

Oxelman, B., P. Kornhall, R. G. Olmstead, and B. Bremer. 2005. Further disintegration of Scrophulariaceae. *Taxon* 54: 411-425.

Padgett, D. J., D. H. Les, and G. E. Crow. 1999. Phylogenetic relationships in *Nuphar* (Nymphaeaceae): evidence from morphology, chloroplast DNA, and nuclear ribosomal DNA. *Amer. J. Bot.* 86:1316-1324.

Panero, J. L. and V. A. Funk. 2002.Toward a phylogenetic classification for the Compositae (Asteraceae). *Proc. Biol. Soc. Washington* 115: 909-922.

Park, K. R. and W. S. Elisens. 2000. A phylogenetic study of tribe Euphorbieae (Euphorbiaceae). *Int. J. Plant Sci.* 161: 425-34.

Patel, V. C., J. J. Skvarla, and P. H. Raven. 1984. Pollen characters in relation to the delimitation of Myrtales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 858-969.

Pennington, T. D. 1991. *The genera of Sapotaceae*. Royal Botanic Gardens, Kew and New York Botanical Gardens, Bronx.

Pennington, T. D. 2004. Sapotaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.). Springer-Verlag, Berlin.

Pennington, T. D. and B. T. Styles. 1975. A generic monograph of the Meliaceae. *Blumea* 22: 419-540.

Persson, C. 2001. Phylogenetic relationships in Polygalaceae based on plastid DNA sequences from the *tmL-F* region. *Taxon* 50: 763-779.

Petersen, F. P. and D. E. Fairbrothers. 1983. A serotaxonomic appraisal of *Amphipterygium* and *Leitneria*, two amentiferous taxa of Rutiflorae (Rosidae). *Syst. Bot. 8:*134-148.

Pfeil, B. E. and M. D. Crisp. 2005. What to do with *Hibiscus? A* proposed nomenclatural resolution for a large and well known genus of Malvaceae and comments on paraphyly. *Austr. Syst. Bot.* 18: 49-60.

Pfosser, M. and F. Speta. 1999. Phylogenetics of Hyacinthaceae based on plastid DNA sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 852-875.

Philbrick, C. T. and R. K. Jansen. 1991. Phylogenetic studies of North American *Callitriche* (Callitrichaceae) using chloroplast DNA restriction fragment analysis. *Syst. Bot.* 16: 478-491.

Philipson, W. R. 1993. Amborellaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 92-93. Springer-Verlag, Berlin.

Phipps, J. B., K. R. Robertson, P. G. Smith, and J. R. Rohrer. 1990. A checklist of the subfamily Maloideae (Rosaceae). *Canad. J. Bot.* 68: 2209-2269.

Pichon, M. 1946. Sur les Alismatacées et les Butomaceés. *Not. Syst.* 12:170-183.

Pires, J. C. and K. J. Sytsma. 2002. A phylogenetic evaluation of a biosystematic framework: *Brodiaea* and related petaloid monocots (Themidaceae). *Amer. J. Bot.* 89: 1342-1359.

Pires, J. C., I. J. Maureira, J. P. Rebman, G. A. Salazar, L. I. Cabrera, M. F. Fay, and M. W. Chase. 2004. Molecular data confirm the phylogenetic placement of the enigmatic *Hesperocallis* (Hesperocallidaceae) with *Agave*. *Madroño* 51: 307-311.

Pires, J. C., I. J. Maureira, T. J. Givnish, K. J. Sytsma, O. Seberg, G. Petersen, J. I. Davis, D. W. Stevenson, P. J. Rudall, M. F. Fay, and M. W. Chase. 2006. Phylogeny genomesize, and chromosome evolution of Asparagales. *Aliso* 22: 278-304.

Plana, V. 2003. Phylogenetic relationships of the Afro-Malagasy members of the large genus *Begonia* inferred from *tmL* intron sequences. *Syst. Bot.* 28: 693-704.

Plunkett, G. M. and S. R. Downie. 1999. Major lineages within Apiaceae subfamily Apioideae: comparison of chloroplast restriction site and DNA sequence data. *Amer. J. Bot.* 86:1014-1026.

Plunkett, G. M., D. E. Soltis, P. S. Soltis, and R. E. Brooks. 1995. Phylogenetic relationships between Juncaceae and Cyperaceae: insights from *rbcL* sequence data. *Amer. J. Bot.* 82: 520-525.

Plunkett, G. M., D. E. Soltis, and P. S. Soltis. 1996a. Evolutionary patterns in Apiaceae: inferences based on *matK* sequence data. *Syst. Bot.* 21: 477-495.

Plunkett, G. M., D. E. Soltis, and P. S. Soltis. 1996b. Higher level relationships of Apiales (Apiaceae and Araliaceae) based on phylogenetic analysis of *rbcL* sequences. *Amer. J. Bot.* 83: 499-515.

Plunkett, G. M., D. E. Soltis, and P. S. Soltis. 1997. Classification of the relationship between Apiaceae and Araliaceae based on *matK* and *rbcL* sequence data. *Amer. J. Bot.* 84: 567-580.

Plunkett, G. M., J. Wen, and P. P. Lowry, II. 2004. Infrafamilial classifications and characters in Araliaceae: insights from the phylogenetic analysis of nuclear (TTS) and plastid (*trnL-trnF*) sequence data. *Plant Syst. Evol.* 245: 1-39.

Polhill, R. M. 1981. Papilionoideae. In *Advances in legume systematics*, part 1, R. M. Polhill and P. H. Raven (eds.), 191-208. Royal Botanic Gardens, Kew.

Polhill, R. M., P. H. Raven, and C. H. Stirton. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. In *Advances in legume systematics*, part 1, R. M. Polhill, and P. H. Raven (eds.), 1-26. Royal Botanic Gardens, Kew.

Porter, D. M. 1972. The genera of Zygophyllaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 53: 531-552.

Porter, J. M. and L. A. Johnson. 1998. Phylogenetic relationships of Polemoniaceae: inferences from mitochrondrial *NAD1B* intron sequences. *Aliso* 17: 157-188.

Porter, J. M. and L. A. Johnson. 2000. A phylogenetic classification of Polemoniaceae. *Aliso* 19:55-91.

Potgieter, K. and V. A. Albert. 2001. Phylogenetic relationships within Apocynaceae s.l. based on *trnL* intron and *tmL-F* spacer sequences and propagule characters. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 523-549.

Potter, D. 2003. Molecular phylogenetic studies in Rosaceae. In *Plant genome: biodiversity and evolution*, vol. 1, Pt. A: Phanerogams, A. K. Sharma, A. Sharma (eds.), 319-351. Science Publishers, Enfield, NH.

Potter, D., F. Gao, P. E. Bortiri, S. Oh, and S. Baggett. 2002. Phylogenetic relationships in Rosaceae inferred from chloroplast *matK* and *trnL-tmF* nucleotide sequence data. *Plant Syst. Evol.* 231: 77-89.

Potter, D., T. Eriksson, R. C. Evans, S.-H. Oh, J. Smedmark, D. Morgan, M. Kerr, K. R. Robertson, M. Arsenault, T. A. Dickinson, and C. S. Campbell. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. *Plant Syst. Evol.* In press. 266: 5-43

Powell, M., V. Savolainen, P. Cuénoud, J.-F. Manen, and S. Andrews. 2000. The mountain holly (*Nemopanthus mucronatus*: Aquifoliaceae) revisited with molecular data. *Kew Bull.* 55: 341-347.

Prance, G. T. 1976. The pollination and androphore structure of some Amazonian Lecythidaceae. *Biotropica* 8: 235-241.

Prance, G. T. and S. A. Mori. 1978. Observations on the fruits and seeds of neotropical Lecythidaceae. *Brittonia* 30: 21-33.

Prance, G. T. and S. A. Mori. 1979. Lecythidaceae. Part. I. The actinomorphic-flowered New World Lecythidaceae (*Asteranthos, Gustavia, Grias, Allantoma*, and *Cariniana*). *Flora Neotrop. Monogr.* 21:1-270.

Prance, G. T. and V. Plana. 1998. The American Proteaceae. *Austr. Syst. Bot.* 11: 287-299.

Prance, G. T. and S. A. Mori. 2004. Lecythidaceae. In *The families and genera of vascular plants*, Vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 221-232. Springer-Verlag, Berlin.

Prather, L. A., C. J. Ferguson, and R. K. Jansen. Polemoniaceae phylogeny and classification: implications of sequence data from the chloroplast gene *ndhF*. *Amer. J. Bot.* 87: 1300-1308.

Price, R. A. and J. D. Palmer. 1993. Phylogenetic relationships of Geraniaceae and Geraniales from *rbcL* sequence comparisons. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 661-671.

Price, S. D. and S. C. H. Barrett. 1982. Tristyly in *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae). *Canad. J. Bot.* 60:897-905.

Prince, L. M. and C. R. Parks. 2001. Phylogenetic relationships of Theaceae inferred from chloroplast DNA sequence data. *Amer. J. Bot.* 88: 2309-2320.

Prince, L. M. and W. J. Kress. 2006. Phylogenetic relationships and classification in Marantaceae: insights from plastid DNA sequence data. *Taxon* 55: 281-296.

Prior, P. V. 1960. Development of the helicoid and scorpioid cymes in *Myosotis laxa* Lehm. and *Mertensia virginica* L. *Proc. Iowa Acad. Sci.* 67: 76-81.

Proctor, M. and P. Yeo. 1972. *The pollination of flawers*. Taplinger, New York.

Proctor, M., P. Yeo, and A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland, Oregon.

Prychid, -C. J. and P. J. Rudall. 2000. Distribution of calcium oxalate crystals in monocotyledons, In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 159-162. CSIRO, Collingwood, Australia.

Puri, V. 1948. Studies in floral anatomy. V. On the structure and nature of the corona in certain species of the Passifloraceae. *J. Indian Bot. Soc.* 27: 130-149.

Qiu, Y.-L., M. W. Chase, D. H. Les, and C. R. Parks. 1993. Molecular phylogenetics of the Magnoliidae: cladistic analyses of nucleotide sequences of the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 587-606.

Qiu, Y.-L., M. W. Chase, and C. R. Parks. 1995. A chloroplast DNA phylogenetic study of the eastern Asia-eastern North America disjunct section *Rhytidospermum* of *Magnolia* (Magnoliaceae). *Amer. J. Bot.* 82: 1582-1588.

Qiu, Y.-L., J. Les, F. Bernascond-Quadroni, D. E. Soltis, P. S. Soltis, M. Zanis, E. A. Zimmer, Z. Chen, V. Savolainen, and M. W. Chase. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondria, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402: 404-407.

Qiu, Y.-L., J. H. Lee, F. Bernasconi-Quadroni, D. E. Soltis, P. S. Soltis, M. Zanis, E. A. Zimmer, Z. D. Chen, V. Savolainen, and M. W. Chase. 2000. Phylogeny of basal angiosperms: analyses of 5 genes from 3 genomes. *Int. J. Plant Sci.* 161(6) (Suppl.): S3-S27.

Qiu, Y.-L. and 19 others. 2005. Phylogenetic analysis of basal angiosperms based on 9 plastid, mitochondrial, and nuclear genes. *Int. J. Plant Sci.* 166: 815-842.

Rabinowitz, D. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10: 47-57.

Rahmanzadeh, R. K. Müller, E. Fisher, D. Bartels, and T. Borsch. 2005. The Linderniaceae and Gratiolaceae are further lineages distinct from the Scrophulariaceae (Lamiales). *Plant Biol.* 7: 67-78.

Rahn, K. 1996. A phylogenetic study of the Plantaginaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 120: 145-198.

Rahn, K. 1998. Alliaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 3. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 70-78. Springer-Verlag, Berlin.

Rama Devi, D. 1991. Floral anatomy of *Hypseocharis* (Oxalidaceae) with a discussion on its systematic position. *Plant Syst. Evol.* 177: 161-164.

Ramivrez B., W. and L. D. Gomez P. 1978. Production of nectar and gums by flowers of *Monstera deliciosa* (Araceae) and some

species of *Clusia* (Guttiferae) collected by New World *Trigona* bees. *Brenesia* 14-15: 407-412.

Ranker, T. A., D. E. Soltis, and A. J. Gilmartin. 1990. Subfamilial phylogenetic relationships of the Bromeliaceae: evidence from chloroplast DNA restriction site variation. *Syst. Bot.* 15: 425-434.

Rao, C.V. 1971. Anatomy of the inflorescence of some Euphorbiaceae with a discussion on the phylogeny and evolution of the inflorescnece including the cyathium. *Bol. Not.* 124: 39-64.

Rao, S. R. S. and V. Sarma. 1992. Morphology of 2-armed trichomes in relation to taxonomy: Malpighiales. *Feddes Repert.* 103: 559-565.

Raven, P. H. 1979. A survey of reproductive biology in Onagraceae. *New Zealand J. Bot.* 17: 575-593.

Raven, P. H. 1988. Onagraceae as a model of plant evolution. In *Plant evolutionary biology: a symposium honoring G. Ledyard Stebbins*, L. D. Gottlieb and S. K. Jain (eds.), 85-107. Chapman and Hall, London.

Ray, T. S. 1987a. Diversity of shoot organization in the Araceae. *Amer. J. Bot.* 74:1373-1387.

Ray, T. S. 1987b. Leaf types in the Araceae. *Amer. J. Bot.* 74:1359-1372.

Reeves, P. A. and R. G. Olmstead. 1998. Evolution of novel morphological and reproductive traits in a clade containing *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae). *Amer. J. Bot.* 85: 1047-1056.

Reeves, G., M. W. Chase, P. Goldblatt, P. Rudall, M. F. Fay A. V. Cox, B. Lejeune, and T. Souza-Chies. 2001. Molecular systematics of Iridaceae: evidence from four plastid DNA regions. *Amer. J. Bot.* 88: 2074-2087.

Renner, S. S. 1989a. Floral biological observations on *Heliamphora tatei* (Sarraceniaceae) and other plants from Cerro de la Neblina in Venezuela. *Plant Syst. Evol.* 163: 21-29.

Renner, S. S. 1989b. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 496-518.

Renner, S. S. 1990. Reproduction and evolution in some genera of neotropical Melastomataceae. *Mem. New York Bot. Gard.* 55: 143-152.

Renner, S. S. 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic J. Bot.* 13: 519-540.

Renner, S. S. 1999. Circumscription and phylogeny of the Laurales: evidence from molecular and morphological data. *Amer. J. Bot.* 86: 1301-1315.

Renner, S. S. 2004. Bayesian analysis of combined chloroplast loci, using multiple calibrations, supports the recent arrival of Melastomataceae in Africa and Madagascar. *Amer. J. Bot.* 91: 1427-1435.

Renner, S. S. and A. Chanderbali. 2000. What is the relationship among Hernandiaceae, Lauraceae, and Monimiaceae, and why is this question so difficult to answer? *Int. J. Plant Sci.* 161 (6 Suppl.) 161: S109-S119.

Renner, S. S., A. E. Schwarzbach, and L. Lohmann. 1997. Phylogenetic position and floral function of *Siparuna* (Siparunaceae: Laurales). *Int. J. Plant Sci.* 158 (Suppl.): S89-S98.

Renner, S. S., G. Clausing, and K. Meyer. 2001. Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration and longdistance dispersal. *Amer. J. Bot.* 88: 1290-1300.

Rertig, J. H., H. D. Wilson, and J. R. Manhart. 1992. Phylogeny of the Caryophyllales: gene sequence data. *Taxon* 41: 201-209.

Reveal, J. L., W. S. Judd, and R. Olmstead. 1999. (1405) Proposal to conserve the name Antirrhinaceae against Plantaginaceae (Magnoliophyta). *Taxon* 48: 182.

Richardson, J. E., M. F. Fay, Q. C. B. Cronk, and M. W. Chase. 2000a. Revision of the tribal classification of Rhamnaceae. *Kew Bull.* 55: 311-340.

Richardson, J. E., M. E. Fay, Q. C. B. Cronk, D. Bowman, and M. W. Chase. 2000b. A phylogenetic analysis of Rhamnaceae using *rbcL* and *trnL-F* plastid DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 87: 1309-1324.

Rieseberg, L. H. 1991. Homoploid reticulate evolution in *Helianthus* (Asteraceae): evidence from ribosomal genes. *Amer. J. Bot.* 78: 1218-1237.

Rivadavia, F., K. Kondo, M. Kato, and M. Hasebe. 2003. Phylogeny of the sundews, *Drosera* (Droseraceae), based on chloroplast *rbcL* and nuclear 18S ribosomal DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 90: 123-130.

Rizk, A.-F. M. 1987. The chemical constituents and economic plants of the Euphorbiaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 94: 293-326.

Roalson, E. H. 2005. Phylogenetic relationships in the Juncaceae inferred from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequence data. *Int. J. Plant Sci.* 166: 397-413.

Robberecht, E. and J. F. Manen. 2006. The major evolutionary lineages of the coffee family (Rubiaceae, angiosperms): combined analysis (nDNA and cpDNA) to infer the position of *Coptosapelta* and *Luculia*, and supertree construction based on *rbcL*, *rps16*, *tmL-tmF* and *atpB-rbcL* data. A new classification in two subfamilies, Cinchonioideae and Rubioideae. *Syst. Geogr. Plants 76:* 85-146.

Roberts, M. L. and R. R. Haynes. 1983. Ballistic seed dispersal in *Illicium* (Illiciaceae). *Plant Syst. Evol.* 143: 227-232.

Robertson, K. R. 1972a. The genera of Geraniaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 53: 182-201.

Robertson, K. R. 1972b. The Malpighiaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 53: 101-112.

Robertson, K. R. 1974. The genera of Rosaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 55: 303-332, 344-401, 600-662.

Robertson, K. R. 1975. The genera of Oxalidaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 56: 223-239.

Robertson, K. R. 1976. The genera of Haemodoraceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 57: 205-216.

Robertson, K. R. 1981. The genera of Amaranthaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 62: 267-313.

Robertson, K. R. andY.-T. Lee. 1976. The genera of Caesalpinioideae (Leguminosae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 57: 1-53.

Robertson, K. R., J. B. Phipps, J. R. Rohrer, and P. G. Smith. 1991. A synopsis of genera of the Maloideae (Rosaceae). *Syst. Bot.* 16: 376-394.

Robertson, K. R., J. B. Phipps, and J. R. Rohrer. 1992. Summary of leaves in the genera of Maloideae (Rosaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 81-94.

Robinson, R. W. and D. S. Decker-Walters. 1997. Cucurbits. *Crop production science in horticulture*, No. 6. CAB International, Wallingford, UK.

Roddick, J. G. 1986. Steroidal alkaloids of the Solanaceae. In *Solanaceae: biology and systematics*, W. G. D'Arcy, (ed.), 201-222. Columbia Univ. Press, New York.

Roddick, J. G. 1991. The importance of the Solanaceae in medicine and drug therapy. In *Solanaceae 3: Taxonomy, chemistry, evolution*, J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee and N. Estrada (eds.), 7-23. Royal Botanic Garden, Kew.

Rodman, J. E. 1981. Divergence, convergence, and parallelism in phytochemical characters: the glucosinolate-myrosinase system. In *Phytochemistry and angiosperm phylogeny*, D. A. Young and D. S. Seigler (eds.), 43-79. Praeger, New York.

Rodman, J. E. 1990. Centrospermae revisited, part 1. *Taxon* 39: 383-393.

Rodman, J. E. 1991a. A taxonomic analysis of glucosinolate-producing plants. I. Phenetics. *Syst. Bol.* 16: 598-618.

Rodman, J. E. 1991b. A taxonomic analysis of glucosinolate-producing plants. II. Cladistics. *Syst. Bol.* 16: 619-629.

Rodman, J. E. 1994. Cladistic and phenetic studies. In *Caryophyllales: evolution and systematics*, H.-D. Behnke and T. J. Mabry (eds.), 279-301. Springer-Verlag, Berlin.

Rodman, J. E., M. K. Oliver, R. R. Nakamura, J. U. McClammer, Jr., and A. H. Bledsoe. 1984. A taxonomic analysis and revised classification of Centrospermae. *Syst. Bot.* 9: 297-323.

Rodman, J. E., R. A. Price, K. Karol, E. Conti, K. J. Sytsma, and J. D. Palmer. 1993. Nucleotide sequences of the *rbcL* gene indicate monophyly of mustard oil plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 686-699.

Rodman, J. E., K. G. Karol, R. A. Price, and K. J. Sytsma. 1996. Molecules, morphology and Dahlgren's expanded order Capparales. *Syst. Bot.* 21: 289-307.

Rodman, J. E., P. S. Soltis, D. E. Soltis, K. J. Sytsma, and K. G. Karol. 1998. Parallel evolution of glucosinolate biosynthesis inferred from congruent nuclear and plastid gene phylogenies. *Amer. J. Bot.* 85: 997-1006.

Rogers, G. K. 1982. The Casuarinaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 63: 357-373.

Rogers, G. K. 1983. The genera of Alismataceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 64: 383-420.

Rogers, G. K. 1984. The Zingiberales (Cannaceae, Marantaceae, and Zingiberaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 65: 5-55.

Rogers, G. K. 1985. The genera of Phytolaccaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 66:1-37.

Rogers, G. K. 1986. The genera of Loganiaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 67: 143-185.

Rogers, G. K. 1987. The genera of Cinchonoideae (Rubiaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 68: 137-183.

Rohrer, J. R., K. R. Robertson, and J. B. Phipps. 1991. Variation in structure among fruits of Maloideae (Rosaceae). *Amer. J. Bot.* 78: 1617-1635.

Rohrer, J. R., K. R. Robertson, and J. B. Phipps. 1994. Floral morphology of Maloideae (Rosaceae) and its systematic relevance. *Amer. J. Bot.* 81:574-581.

Rohwer, J. G. 1993a. Lauraceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 366-391. Springer-Verlag, Berlin.

Rohwer, J. G. 1993b. Moraceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 438-453. Springer-Verlag, Berlin.

Rohwer, J. G. 1993c. Phytolaccaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 506-515. Springer-Verlag, Berlin.

Rohwer, J. G. 1994. A note on the evolution of the stamens in the Laurales, with emphasis on the Lauraceae. *Bol. Acta* 107: 103-110.

Rohwer, J. G. 2000. Toward a phylogenetic classification of the Lauraceae: evidence from *matK* sequences. *Syst. Bot.* 25: 60-71.

Rohwer, J. G., and Rudolph, B. 2005. Jumping genera: the phylogenetic positions of *Cassytha, Hypodaphnis,* and *Neocinnamomum* (Lauraceae) based on different analyses of *tmK* intron sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard. 92*:153-178.

Rohwer, J. G., H. G. Richter, and H. van der Werff. 1991. Two new genera of neotropical Lauraceae and critical remarks on the generic delimitation. *Ann. Missouri Bot. Gard. 78:* 388-400.

Rollins, R. C. 1993. *The Cruciferae of continental North America.* Stanford University Press, Stanford.

Ronse Decraene, L. P. and J. R. Akeroyd. 1988. Generic limite in *Polygonum* and related genera (Polygonaceae) on the basis of floral characters. *Bot. J. Linn. Soc.* 98: 321-371.

Ronse Decraene, L. P. and E. Smets. 1992. An updated interpretation of the androecium of the Fumariaceae. *Canad. J. Bot.* 70: 1765-1776.

Ronse Decraene, L. P., J. de Laet, and E. F. Smets. 1996. Morphological studies in Zygophyllaceae. II. The floral development and vascular anatomy of *Peganum harmala*. *Amer. J. Bot.* 83: 201-215.

Ronse Decraene, L. P, P. S. Soltis, and D. E. Soltis. 2003. Evolution of floral structures in basal angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 164 (Suppl.): S329-S363.

Ronse Decraene, L. P, S.-P Hong, and E. F. Smets. 2004. What is the taxonomic status of *Polygonella?* Evidence of floral morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 91: 320-345.

Rosatti, T. J. 1984. The Plantaginaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 65: 533-562.

Rosatti, T. J. 1986. The genera of Sphenocleaceae and Campanulaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 67: 1-64.

Rosatti, T. J. 1987. The genera of Pontederiaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 68:35-71.

Rosatti, T. J. 1989. The genera of suborder Apocynineae (Apocynaceae and Asclepiadaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 70: 307-401, 443-514.

Rourke, J. and D. Wiens. 1977. Convergent floral evolution in South African and Australian Proteaceae and its possible bearing on pollination by nonflying mammals. *Ann. Missouri Bot Gard.* 64:1-17.

Rova, J. H. E., P. G. Delprete, L. Andersson, and V. A. Albert. 2002. A *tml-F* cpDNA sequence study of the Condamineeae-Rondeletieae-Sipaneeae complex with implications on the phylogeny of the Rubiaceae. *Amer. J. Bot.* 89: 145-159.

Rudall, P. 1994. Anatomy and systematics of Iridaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 114: 1-21.

Rudall, P and D. F. Cutler. 1995. Asparagales: a reappraisal. In *Monocotyledons: systematics and evolution,* P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler and C. J. Humphries (eds.), 157-168. Royal Botanic Gardens, Kew.

Rudall, P. and H. P. Linder. 1988. Mega-gametophyte and nucellus in Restionaceae and Flagellariaceae. *Amer. J. Bot.* 75: 1777-1786.

Rudall, P, C. A. Furness, M. W. Chase, and M. F. Fay. 1997a. Microsporogenesis and pollen sulcus type in Asparagales (Lilianae). *Canad. J. Bot.* 75:408-430.

Rudall, P, M. W. Chase, J. G. Conran. 1997b. New Circumscriptions and a new family of asparagoid lilies: genera formerly included in Anthericaceae. *Kew Bull.* 51: 667-680.

Rudall, P, E. M. Engleman, L. Hanson, and M. W. Chase. 1998. Embryology cytology and systematics of *Hemiphylacus, Asparagus* and *Anemarrhena* (Asparagales). *Plant Syst. Evol.* 211: 181-199.

Rudall, P, K. L. Stobart, W.-P. Hong, J. G. Conran, C. A. Furness, G. C. Kite, and M. W. Chase. 2000a. Consider the lilies: systematics of Liliales. In *Monocots: systematics and evolution,* K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 347-359. CSIRO, Collingwood, Australia.

Rudall, P, J. G. Conran, and M. W. Chase. 2000b. Systematics of Ruscaceae/Convallariaceae: a combined morphological and molecular investigation. *Bol. J. Linn. Soc.* 134: 73-92.

Rudall, P., J. C. Manning, and P. Goldblatt. 2003. Evolution of floral nectaries in Iridaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 90: 613-631.

Safwat, F. M. 1962. The floral morphology of *Secamone* and the evolution of the pollinating apparatus of Asclepiadaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 49: 95-119.

Sampson, F. B. 1993. Pollen morphology of the Amborellaceae and Hortoniaceae (Hoortonioideae: Monimiaceae). *Grana* 32: 154-162.

Samuel, R., H. Kathriarachchi, P. Hoffmann, M. H. J. Barfuss, K. J. Wurdack, C. C. Davis, and M. W. Chase. 2005. Molecular phylogenetics of Phyllanthaceae: evidence from plastid *matK* and nuclear *PHYC* sequences. *Amer. J. Bot. 92:* 132-141.

Sanders, R. W. 1997. The Avicenniaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* No. 10: 81-92.

Sanders, R. W. 2001. The genera of Verbenaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot. 5(2): 303-358.*

Sauquet, H. 2003. Androecium diversity and evolution in Myristicaceae (Magnoliales), with a description of a new Malagasy genus, *Doyleanthus* gen. nov. *Amer. J. Bot.* 90: 1293-1305.

Sauquet, H. and A. LeThomas. 2003. Pollen diversity and evolution in Myristicaceae (Magnoliales). *Int. J. Plant Sci.* 164: 613-628.

Sauquet, H., J. A. Doyle, T. Schoraschkin, T. Borsch, K. W. Hilu, L. W. Chatrou, and A. LeThomas. 2003. Phylogenetic analysis of Magnoliales and Myristicaceae based on multiple data sets: implications for character evolution. *Bot. J. Linn. Soc.* 142: 125-186.

Savolainen, V., J. F. Manen, E. Douzery, and R. Spichiger. 1994. Molecular phylogeny of families related to Celastrales based on *rbcL 5'* flanking regions. *Mol. Phylog. Evol.* 3: 27-37.

Savolainen, V., M. W. Chase, S. B. Hoot, C. M. Morton, D. E. Soltis, C. Bayer, M. F. Fay, A.Y. de Bruijn, S. Sullivan, and Y.-L. Qiu. 2000a. Phylogenetics of flowering plants based upon a combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. *Syst Biol.* 49: 306-362.

Savolainen, V. and 16 others. 2000b. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcL* gene sequences. *Kew Bull.* 55: 257-309.

Scharaschkin, T. and J. A. Doyle. 2006. Character evolution in *Anaxagorea* (Annonaceae). *Amer. J. Bot.* 93: 36-54.

Schick, B. 1980. Untersuchungen über Biotechnik der Apocynaceenblüte. I. Morphologie und Funktion des Narbenkopfes. *Flora, Morphol. Geobot. Oekophysiol.* 170: 394-432.

Schick, B. 1982. Untersuchungen über Biotechnik der Apocynaceenblüte. II. Bau und Funktion des Bestäubungsapparates. *Flora, Morphol. Geobot. Oekophysiol.* 172: 347-371.

Schmid, R. 1980. Comparative anatomy and morphology of *Psiloxylon* and *Heteropyxis* and the subfamilial and tribal classification of the Myrtaceae. *Taxon 29:* 559-595.

Schneider, E. L. and J. M. Jeter. 1982. Morphological studies of the Nymphaeaceae. XII. The floral biology of *Cabomba caroliniana*. *Amer. J. Bot.* 69: 1410-1419.

Schneider, E. L. and S. Carlquist. 1995. Vessels in the roots of *Barclaya rotundifolia*. *Amer. J. Bot.* 82: 1343-1349.

Schneider, E. L. and P. S. Williamson. 1993. Nymphaeaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer andV. Bittrich (eds.), 486-93. Springer-Verlag, Berlin.

Schneider, E. L., S. Carlquist, K. Beamer and A. Kohn. 1995. Vessels in Nymphaeaceae: *Nuphar, Nymphaea* and *Ondinea*. *Int. J. Plant Sci.* 156: 857-862.

Schönenberger, J., A. A. Anderberg, and K. J. Sytsma. 2005. Molecular phylogenetics and patterns of floral evolution in the Ericales. *Int. J. Plant Sci.* 166: 265-288.

Schrire, B. D. 1989. A multidisciplinary approach to pollination biology in the Leguminosae. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 29:* 183-242.

Schulze-Menz, G. K. 1964. Saxifragaceae. In *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien,* H. Melchior (ed.), 201-206. Gebruder Borntraeger, Berlin.

Schütze, P, H. Freitag, and K. Weising. 2003. An integrated molecular and morphological

study of the subfamily Suaedoideae Ulbr. (Chenopodiaceae). *Plant Syst. Evol.* 164: 959-986.

Schwarzbach, A. E. and J. W. Kadereit. 1995. Rapid radiation of North American desert genera of the Papaveraceae: evidence from restriction site mapping of PCR-amplified chloroplast DNA fragments. *Plant Syst. Evol.* Suppl. 9: 159-170.

Schwarzbach, A. E. and R. E. Ricklefs. 2000. Systematic affinities of Rhizophoraceae and Anisophyllaceae and intergeneric relationships within Rhizophoraceae based on chloroplast DNA, nuclear ribosomal DNA, and morphology. *Amer. J. Bot.* 87: 547-564.

Schwarzbach, A. E. and L. A. McDade. 2002. Phylogenetic relationships of the mangrove family Avicenniaceae based on chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequences. *Syst. Bot.* 27: 84-98.

Schwarzwalder, R. N. and D. L. Dücher. 1991. Systematic placement of the Platanaceae in the Hamamelidae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 962-969.

Scotland, R. W. 1990. Palynology and systematics of Acanthaceae. Ph.D. Thesis, University of Reading, England.

Scotland, R. W. J. A. Sweere, P. A. Reeves and R. G. Olmstead. 1995. Higher-level systematics of Acanthaceae determined by chloroplast DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 82: 266-275.

Scott, R. W. 1990. The genera of Cardueae (Compositae; Asteraceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 71: 391-451.

Semple, K. S. 1974. Pollination in Piperaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 868-871.

Sennblad, B. and B. Bremer. 1996. The familial and subfamilial relationships of Apocynaceae and Asclepiadaceae evaluated with *rbcL* data. *Plant Syst. Evol.* 202:153-175.

Sheahan, M. C. and D. F. Cutler. 1993. Contribution of vegetative anatomy to the systematics of the Zygophyllaceae R. Br. *Bot. J. Linn. Soc.* 113: 227-262.

Sheahan, M. C. and M. W. Chase. 2000. Phylogenetic relationships within Zygophyllaceae based on DNA sequences of three plastid regions, with special emphasis on Zygophylloideae. *Syst. Bot.* 25: 371-384.

Shetler, S. G. 1979. Pollen-collecting hairs of *Campanula* (Campanulaceae). I. Historical review. *Taxon* 28: 205-215.

Shinwari, Z. K., R.Terauchi, F. H. Htech, and S. Kawano. 1994. Recognition of the New World *Disporum* section *Prosartes* (Liliaceae) based on the sequence data of the *rbcL* gene. *Taxon* 43: 353-366.

Sibaoka, T. 1991. Rapid plant movements triggered by action potentials. *Bot. Mag. Tokyo.* 104: 73-95.

Silberbauer-Gottsberger, I., G. Gottsberger, and A. C. Webber. 2003. Morphological and functional flower characteristics of New and Old World Annonaceae with respect to their mode of pollination. *Taxon* 52: 701-718.

Simmons, M. P. 2004. Celastraceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed), 29-64. Springer-Verlag, Berlin.

Simmons, M. P. and J. P. Hedin. 1999. Relationships and morphological character change among genera of Celastraceae sensu lato (including Hippocrateaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 723-757. Simmons, M. P., V. Savolainen, C. C. Clevinger, R. H. Archer, S. Mathews, and J. I. Davis. 2000. Phylogeny of the Celastraceae inferred from morphology and nuclear and plastid loci. *Amer. J. Bot.* 87 (6, suppl.): 156-157.

Simmons, M. P., C. C. Clevinger, V. Savolainen, R. H. Archer, S. Mathews, and J. J. Doyle. 2001. Phylogeny of the Celastraceae inferred from phytochrome B gene sequence and morphology. *Amer. J. Bot.* 88: 313-325.

Simpson, D. 1995. Relationships within Cyperales. In *Monocotyledons: systematics and evolution*, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 459-509. Royal Botanic Gardens, Kew.

Simpson, M. G. 1990. Phylogeny and classification of the Haemodoraceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 722-784.

Simpson, M. G. 1993. Septal nectary anatomy and phylogeny of the Haemodoraceae. *Syst. Bot.* 18: 593-613.

Simpson, M. G. 1998a. Haemodoraceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 212-222. Springer-Verlag, Berlin.

Simpson, M. G. 1998b. Reversal in ovary position from inferior to superior: evidence from floral ontogeny. *Int. J. Plant Sci.* 159: 466-479.

Skvarla, J. J., P. H. Raven, W. F. Chissoe, and M. Sharp. 1978. An ultrastructural study of viscin threads in Onagraceae pollen. *Pollen et Spores* 30: 5-143.

Smith, A. C. 1947. The families Illiciaceae and Schisandraceae. *Sargentia* 7: 1-224.

Smith, G. F. and B.-E. Van Wyk. 1991. Generic relationships in the Alooideae (Asphodelaceae). *Taxon* 40: 557-581.

Smith, G. F. and B.-E. Van Wyk. 1998. Asphodelaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 3, Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 130-140. Springer-Verlag, Berlin.

Smith, J. F. 1996. Tribal relationships within Gesneriaceae: a cladistic analysis of morphological data. *Syst. Bot.* 21: 497-513.

Smith, J. F. and J. J. Doyle. 1995. A cladistic analysis of chloroplast DNA restriction site variation and morphology from the genera of the Juglandaceae. *Amer. J. Bot.* 82: 1163-1172.

Smith, J. F. and C. L. Carroll. 1997. A cladistic analysis of the tribe Episcieae (Gesneriaceae) based on *ndhF* sequences: origin of morphological characters. *Syst. Bot.* 22: 713-724.

Smith, J. F., W. J. Kress, and E. A. Zimmer. 1993. Phylogenetic analysis of the Zingiberales based on *rbcL* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 620-630.

Smith, J. F., J. C. Wolfram, K. D. Brown, C. L. Carroll, and D. S. Denton. 1997. Tribal relationships in the Gesneriaceae: evidence from DNA sequences of the chloroplast gene *ndhF*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 50-66.

Smith, L. B. and W. Till. 1998. Bromeliaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 74-99. Springer-Verlag, Berlin.

Smith, L. B. and D. C. Washhausen. 1986. Begoniaceae, part I: illustrated key. *Smithsonian Contr. Bot.* 60:1-129.

Smith, L. B. and C. E. Wood. 1975. The genera of Bromeliaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 56: 375-397.

Soderstrom, T. R., K. W. Hilu, C. S. Campbell, and M. E. Barkworth (eds.). 1987. *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Soejima, A. and J. Wen. 2006. Phylogenetic analysis of the grape family (Vitaceae) based on three chloroplast markers. *Amer. J. Bot.* 93: 278-287.

Soekarjo, R. 1992. General morphology in *Plantago*. In *Plantago: a multidisciplinary study*, P. J. C. Kuiper and M. Bos (eds.), 6-12. Springer-Verlag, Berlin.

Solbrig, O. T. 1963. The tribes of the Compositae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 44: 436-461.

Soltis, D. E. and L. Hufford. 2002. Ovary position diversity in Saxdfragaceae: clarifying the homology of epigyny. *Int. J. Plant Sci.* 163: 277-293.

Soltis, D. E. and R. K. Kuzoff. 1995. Discordance between nuclear and chloroplast phylogenies in the *Huchera* group (Saxifragaceae). *Evolution* 49: 727-742.

Soltis, D. E. and P. S. Soltis. 1997. Phylogenetic relationships in Saxifragaceae sensu lato: a comparison of topologies based on 18S rDNA and *rbcL* sequences. *Amer. J. Bot.* 84: 504-522.

Soltis, D. E. and P. S. Soltis. 1989. Allopolyploid speciation in *Tragopogon:* insights from chloroplast DNA. *Amer. J. Bot.* 76: 1119-1124.

Soltis, D. E., P. S. Soltis, T. G. Collier, and M. L. Edgerton. 1991. Chloroplast DNA variation within and among genera of the *Heuchera* group (Saxifragaceae): evidence for chloroplast transfer and paraphyly. *Amer. J. Bot. 78:* 1091-1112.

Soltis, D. E., D. R. Morgan, A. Grable, P. S. Soltis, and R. Kuzoff. 1993. Molecular systematics of Saxifragaceae sensu stricto. *Amer. J. Bot.* 80: 1056-1081.

Soltis, D. E., Q.-Y. Xiang, and L. Hufford. 1995. Relationships and evolution of Hydrangeaceae based on *rbcL* sequence *data*. *Amer. J. Bot.* 82: 504-514.

Soltis, D. E., P. S. Soltis, D. R. Morgan, S. M. Wensen, B. C. Mullin, J. M. Daud, and P. G. Martin. 1995. Chloroplast gene sequence data suggest a single origin of the predisposition for symbiotic nitrogen fixation in angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 2647-2651.

Soltis, D. E., R. K. Kuzoff, E. Conti, R. Gornall, and K. Ferguson. 1996. *matK* and *rbcL* gene sequence data indicate that *Saxifraga* (Saxifragaceae) is polyphyletic. *Amer. J. Bot.* 83:371-382.

Soltis, D. E. and 15 others. 1997. Phylogenetic relationships among angiosperms inferred from 18S rDNA sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 1-49.

Soltis, D. E., P. S. Soltis, M. E. Mort, M. W. Chase, V. Sarolainen, S. B. Hoot, and C. M. Morton.

1998. Inferring complex phylogenies using parsimony: an empirical approach using three large DNA data sets for angiosperms. *Syst Biol.* 47: 32-42.

Soltis, D. E. and 15 others. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Bol. J. Linn. Soc.* 133: 381-461.

Soltis, D. E., R. K. Kuzoff, M. E. Mort, M. Zanis, M. Fishbein, L. Hufford, J. Koontz, and M. K. Arroyo. 2001. Elucidating deeplevel phylogenetic relationships in Saxifragaceae using sequences for 6 chloroplast and nuclear DNA regions. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 669-693.

Soltis, D. E., A. E. Senters, M. J. Zanis, S. Kim, J. D. Thompson, P. S. Soltis, L. P. Ronse de Craene, P. K. Endress, and L. S. Farris. 2003a. Gunnerales are sister to other core eudicots: implications for the evolution of pentamery. *Amer. J. Bot.* 90: 461-70.

Soltis, D. E., P. S. Soltis, M. D. Bennett, and I. J. Leitch. 2003b. Evolution of genome size in the angiosperms. *Amer. J. Bot.* 90: 1596-1603.

Soltis, D. E., P. S. Soltis, P. K. Endress, and M. W. Chase. 2005. *Phylogeny and evolution of angiosperms.* Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Soltis, P. S. and D. E. Soltis. 2004. The origin and diversification of angiosperms. *Amer. J. Bot.* 91: 1614-1626.

Soltis, P. S., D. E. Soltis, V. Savolainen, P. R. Crane, and T. G. Barraclough. 2002. Rate heterogeneity among lineages of tracheophytes: integration of molecular and fossil data and evidence for molecular living fossils. *Proc. Natl. Acad. Sci.* USA 99: 4430-4435.

Soltis, P. S., D. E. Soltis, M. W. Chase, P. K. Endress, and P. R. Crane. 2004. The diversification of flowering plants. In *Assembling the tree of life,* J. Cracraft and M. J. Donoghue (eds.), 154-167. Oxford Univ. Press, Oxford.

Song, B.-H, X.-Q. Wang, F.-Z. Li, and D.-Y. Hong. 2001. Further evidence for paraphyly of the Celtidaceae from the chloroplast gene *matK*. *Plant Syst. Evol.* 228:107-115.

Soreng, R. J. and J. I. Davis. 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. *Bot. Rev.* 64: 1-85.

Soros, C. L. and D. H. Les. 2002. Phylogenetic relationships in the Alismataceae. Abstract. *Botany 2002:* 152.

Spangler, R. E. and R. G. Olmstead. 1999. Phylogenetic analysis of Bignoniaceae based on the cpDNA gene sequences *rbcL* and *ndhF*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 33-46.

Speta, F. 1998. Hyacinthaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 3. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 261-285. Springer-Verlag, Berlin.

Spongberg, S. A. 1972. The genera of Saxifragaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 53: 409-498.

Spongberg, S. A. 1978. The genera of Crassulaceae in the southeastern United *States. J. Arnold Arbor.* 59:197-248.

Spooner, D. M., G. A. Anderson, and R. K. Jansen. 1993. Chloroplast DNA evidence for the interrelationships of tomatoes, potatoes, and pepinos (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 80: 676-688.

Spooner, D. M., I. E. Peralta, and S. Knapp. 2005. Comparison of AFLPs with other markers for phylogenetic inference in wild tomatoes *[Solanum* L. section *Lympersicon* (Mill.) Wettst. J. *Taxon* 54: 43-61.

Stace, C. A. 1965. Cuticular studies an an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 4: 1-78.

Ståhl, B. 1990. *Taxonomic studies in the Theophrastaceae.* Dissertation. Department of Systematic Botany, University of Goteborg, Sweden.

Steane, D. A., D. Nicolle, G. E. McKinnon, R. E. Vaillancourt, and B. M. Potts. 2002. Higher level relationships among the eucalypts are resolved by LTS-sequence data. *Austr. Syst. Bot.* 15: 49-62.

Steane, D. A., K. L. Wilson, and R. S. Hffl. 2003. Using *matK* sequence data to unravel the phylogeny of Casuarinaceae. *Mol. Phylo. Evol.* 28: 47-59.

Steele, L. P. and R.Vilgalys. 1994. Phylogenetic analyses of Polemoniaceae using nucleotide sequences of the plastid gene *matK*. *Syst. Bot.* 19:126-142.

Stefanoviae, S., L. E. Krueger, and R. G. Olmstead. 2002. Monophyly of the Convolvulaceae and circumscription of their major lineages based on DNA sequences of multiple chloroplast loci. *Amer. J. Bot.* 89:1510-1522.

Stefanovise, S., D. F. Austin, and R. G. Olmstead. 2003. Classification of Convolvulaceae: a phylogenetic approach. *Syst. Bot.* 28: 791-806.

Stein, B. A. and H.Tobe. 1989. Floral nectaries in Melastomataceae and their systematic and evolutionalry implications. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 519-531.

Steinmann, V. W. and J. M. Porter. 2002. Phylogenetic relationships in Euphorbieae (Euphorbiaceae) based on ITS and *ndhF* sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89: 453-90.

Stern, W. L. 1973. Development of the amentiferous concept. *Brittonia* 25: 316-333.

Stern, W. L., M. W. Morris, W. S. Judd, A. M. Pridgeon, and R. L. Dressler. 1993. Comparative vegetative anatomy and systematics of Spiranthoideae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 113: 161-197.

Stevens, P. F. and 14 others. 2004a. Ericaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 145-194. Springer-Verlag, Berlin.

Stevens, P. F., S. Dressler, and A. L. Weitzman. 2004b. Theaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), pp. 463-471. Springer-Verlag, Berlin.

Stevenson, D. W. and H. Loconte. 1995. Cladistic analysis of monocot families. In *Monocotyledons: systematics and evolution,* P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 543-578. Royal Botanic Gardens, Kew.

Stevenson, D. W., J. I. Davis, J. V. Freudenstein, C. R. Hardy, M. P. Simmons, and C. D. Specht. 2000. A phylogenetic analysis of the monocotyledons based on morphological and molecular character sets, with comments on the placement of *Acorus* and Hydatellaceae. In *Monocots: systematics and evolution,* K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 17-24. CSIRO, Collingwood, Australia.

Stockey, R. A., G. L. Hoffman, and G. W. Rothwell. 1997. The fossil monocot *Limnobiophyllum scutatum:* resolving the phylogeny of Lemnaceae. *Amer. J. Bot.* 84: 355-368.

Stone, D. E. 1973. Patterns in the evolution of amentiferous fruits. *Brittonia* 25: 371-384.

Stone, D. E. 1989. Biology and evolution of temperate and tropical Juglandaceae. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae,* vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 117-145. Clarendon Press, Oxford.

Stone, D. E. 1993. Juglandaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 348-359. Springer-Verlag, Berlin.

Strange, A., P. J. Rudall, and C. J. Prychid. 2004. Comparative floral anatomy of Pontederiaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 114: 395-408.

Struwe, L., V. A. Albert and B. Bremer. 1994. Cladistics and family level classification of the Gentianales. *Cladistics* 10:175-206.

Struwe, L., M. Thiu, J. W. Kadereit, A. S.-R. Pepper, T. J. Motley P. J. White, J. H. E. Rova, K. Potgieter, and V. A. Albert. 1998. *Saccifolium* (Saccifoliaceae), an endemic of Sierra de Ia Neblina on the Brazilian-Venezuelan border, is related to a temperatealpine lineage of Gentianaceae. *Harvard Pap. Bot.* 3: 199-214.

Stubbs, J. M. and A. R. Slabas. 1982. Ultrastructural and biochemical characterization of the epidermal hairs of the seeds of *Cuphea procumbens. Planta* 155: 392-399.

Stützel, T. 1998. Eriocaulaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 4, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), K. Kubitzki (ed.), 197-207. Springer-Verlag, Berlin.

Suh, Y, L. B. Thien, H. E. Reeve, and E. A. Zimmer. 1993. Molecular evolution and phylogenetic implications of internal transcribed spacer sequences of ribosomal DNA in Winteraceae. *Amer. J. Bot.* 80: 1042-1055.

Sun, F.-J., S. R. Downie, and R. L. Hartman. 2004. An ITS-based phylogenetic analysis of the perennial, endemic Apiaceae subfamily Apioideae of western North America. *Syst. Bot.* 29: 419-431.

Sun, G., D. L. Dücher, S. Zheng, and Z. Zhou. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaefructus,* from northeast China. *Science* 282:1692-1695.

Sutter, D. and P. K. Endress. 1995. Aspects of gynoecial structure and macrosystematics in Euphorbiaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 116: 517-536.

Swarupanandan, K., J. K. Mangaly, T. K. Sonny, K. Kishorekumar, and S. Chand Basha. 1996. The subfamilial and tribal classification of the family Asclepiadaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 120: 327-369.

Sweeney, P. W. and R. A. Price. 2000. Polyphyly of the genus *Dentaria* (Brassicaceae): evidence from *tmL* intron and *ndhF* sequence data. Syst. *Bot.* 25: 468-478.

Swensen, S. M., W. L. Clement, L. L. Forrest, and M. C. Tebbit. 2001. *Hillebrandia sanawi-*

chensis: evolutionary relationships and biogeography. Abstract. *Botany 2001: 95.*

Swenson, U. and A. A. Anderberg. 2005. Phylogeny, character evolution, and classification of Sapotaceae (Ericales). *Cladistics* 21: 101-130.

Swingle, W. T. 1967. The botany of Cifras and its wüd relativas [revisada por P. C. Reece]. In *The Citrus industry,* vol. 1, History, world distribution, botany and varieties, W. Reuther, H. J. Webber and L. D. Batchelor (eds.), 190-430. Univ. of California Division of Agricultural Science, Berkeley.

Sytsma, K. J. and J. F. Smith. 1988. DNA and morphology: comparisons in the Onagraceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1217-1237.

Sytsma, K. J. and J. F. Smith. 1992. Molecular systematics of Onagraceae: examples of *Clarkia* and *Fuchsia.* In *Molecular systematics of plants,* P. S. Soltis, D. E. Soltis and J. J. Doyle (eds.), 295-323. Chapman and Hall, New York.

Sytsma, K. J., D. A. Baum, A. Rodriguez, W. J. Hahn, L. Katinas, W. L. Wagner, and P. C. Hock. 1998a. An ITS phylogeny for Onagraceae: congruence with three molecular data sets. *Amer. J. Bot.* 85(6) Suppl.: 160.

Sytsma, K. J., M. L. Zjhra, M. Nepokroeff, C. J. Quinn, and P. G. Wilson. 1998b. Phylogenetic relationships, morphological evolution and biogeography in Myrtaceae based on *ndhF* sequence analysis. *Amer. J. Bot.* 85(6) Suppl.: S161.

Sytsma, K. J., J. Morawetz, J. C. Pires, M. Nepokroeff, E. Conti, M. Zjhra, J. C. Hall, and M. W. Chase. 2002. Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcL, trnLF,* and *ndhF* sequences. *Amer. J. Bot.* 89: 1531-1546.

Sytsma, K. J., A. Litt, M. L. Zjhra, C. Pires, M. Nepokroeff, E. Conti, J. Walker, and P. G. Wilson. 2004. Clades, clocks, and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the Southern Hemisphere. *Int. J. Plant Sci.* 165(4) (Suppl.): S85-S105.

Sytsma, K. J., J. B. Walker, J. Schönenberger, and A. A. Anderberg. 2006. Phylogenetics, biogeography, and radiation of Ericales. Abstract. *Botany 2006:* 71.

Takhtajan, A. 1969. *Flowering plants: origin and dispersal.* Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.

Takhtajan, A. 1997. *Diversity and classification of flowering plants.* Columbia University Press, New York.

Tam, S.-M., P. C. Boyce, T. M. Upson, D. Barabé, A. Bruneau, F. Forest, and J. S. Parker. 2004. Intergeneric and infrafamilial phylogeny of subfamily Monsteroideae (Araceae) revealed by chloroplast *trnL-F* sequences. *Amer. J. Bot.* 91: 490-498.

Tamura, M. 1993. Ranunculaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer and V. Bittrich (eds.), 563-583. Springer-Verlag, Berlin.

Tamura, M. N. 1998a. Calochortaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol 3. Monocotyledons. Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 164-172. Springer-Verlag, Berlin.

Tamura, M. N. 1998b. Liliaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 3. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 343-353. Springer-Verlag, Berlin.

Tamura, M. N. 1998c. Melanthiaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 3. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 369-380. Springer-Verlag, Berlin.

Tamura, M. N. 1998d. Trilliaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 3. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 444-52. Springer-Verlag, Berlin.

Tank, D. C., P. M. Beardsley, S. A. Kelchner, and R. G. Olmstead. 2006. Review of the systematics of Scrophulariaceae s.l. and their current disposition. *Austalian Syst. Bot.* 19: 289-307.

Tate, J. A., J. Fuertes Aguilar, S. J. Wagstaff, J. C. LaDuke, T. A. Bodo Slotta, and B. B. Simpson. 2005. Phylogenetic relationships within the tribe Malveae (Malvaceae, subfamily Malvoideae) as inferred from ITS sequence data. *Amer. J. Bot.* 92: 584-602.

Taylor, D. W. and L. J. Hickey. 1992. Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. *Plant Syst. Evol.* 180: 137-156.

Taylor, D. W. and L. J. Hickey. 1996. Evidence for and implications of an herbaceous origin for angiosperms. In *Flowering plant origin, evolution and phylogeny,* D. W. Taylor and L. J. Hickey (eds.), 232-266. Chapman and Hall, New York.

Taylor, P. 1989. The genus *Utricularia:* a taxonomic monograph. *Kew Bull.,* Add. Ser. 14: 1-724.

Tebbs, M. C. 1993. Piperaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 516-522. Springer-Verlag, Berlin.

Terabayashi, S. 1991. Vernation patterns in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales) and their evolutionary and systematic implications. *Bot. Mag. Tokyo* 104: 1-13.

Terrazas, T. and M. Chase. 1996. A phylogenetic analysis of Anacardiaceae based on morphology and *rbcL* sequence data. *Amer. J. Bot.* 83(6) Suppl.: 197.

Terry, R. G., G. K. Brown, and R. G. Olmstead. 1997a. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF. Amer. J. Bot.* 84: 664-670.

Terry, R. G., G. K. Brown, and R. G. Olmstead. 1997b. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) using *ndhF* sequences. *Syst. Bot.* 22: 333-345

Thanikaimoni, G. 1986. Evolution of Menispermaceae. *Canad. J. Bot.* 64: 3130-3133.

Thien, L. B. 1974. Floral biology of *Magnolia. Amer. J. Bot.* 61:1037-1045.

Thien, L. B. 1980. Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica* 12: 1-13.

Thien, L. B., D. A. White, and L. Y. Yatsu. 1983. The reproductive biology of a relic: *Illicium floridanum* Ellis. *Amer. J. Bot.* 70: 719-727.

Thien, L. B. and 12 others. 2003. The population structure and floral biology *of Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 90: 466-490.

Thieret, J. W. 1982. The Sparganiaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 63: 341-355.

Thieret, J. W. and J. O. Luken. 1996. The Typhaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* No. 8: 27-56.

Thieret, W. 1967. Supraspecific classification in the Scrophulariaceae; a review. *Sida* 3: 87-106.

Thieret, W. 1971. The genera of Orobanchaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 52: 404-434.

Thiv, M., L. Struwe, V. A. Albert, and J. W. Kadereit. 1999. The phylogenetic relationships of *Saccifolium bandeirae* (Gentianaceae) reconsidered. *Harvard Pap. Bot.* 4: 519-526.

Thomas, V. and Y. Dave. 1991. Comparative and phylogenetic significance of the colleters in the family Apocynaceae. *Feddes Repert.* 102: 177-182.

Thomson, B. F. 1942. The floral morphology of the Caryophyllaceae. *Amer. J. Bot.* 29: 333-349.

Thorne, R. F. 1973a. The "Amentiferae" or Hamamelidae as an artificial group: a summary statement. *Brittonia* 25: 395-105.

Thorne, R. F. 1973b. Inclusion of the Apiaceae (Umbelliferae) in the Araliaceae. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 32:161-165.

Thorne, R. F. 1974. A phylogenetic classification of the Annoniflorae. *Aliso* 8: 147-209.

Thorne, R. F. 1976. A phylogenetic classification of the Angiospermae. *Evol. Biol.* 9: 35-106.

Thorne, R. F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. *Nordic J. Bot.* 3: 85-117.

Thorne, R. F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Bot. Rev.* 58: 225-348.

Thorne, R. F. 2001. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae. *Bot. Rev. 66:* 441-647.

Tiffney, B. H. 1986. Fruit and seed dispersal and the evolution of the Hamamelidae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 394-416.

Tingshuang Y, P. P. Lowry, II, G. M. Plunkett, and J. Wen. 2004. Chromosomal evolution in Araliaceae and dose relatives. *Taxon* 53: 987-1005.

Tobe, H. 1989. The embryology of angiosperms: its broad application to the systematic and evolutionary study. *Bot. Mag. Tokyo* 102:351-367.

Tobe, H. and P. H. Raven. 1983. An embryological analysis of the Myrtales: its definition and characteristics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70: 71-94.

Tobe, H. and P. H. Raven. 1988. Seed morphology and anatomy of Rhizophoraceae, inter- and infrafamilial relationships. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75:1319-1342.

Todzia, C. A. 1993. Ulmaceae. In *The families and genera of vascular plants,* vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 603-611. Springer-Verlag, Berlin.

Tollsten, L. and J. T. Kundsen. 1992. Floral scent in dioecious *Salix* (Salicaceae)-a cue deter-

mining the pollination system? *Plant Syst. Evol.* 182: 229-237.

Tomlinson, P. B. 1962. Phylogeny of the Scitamineae: morphological and anatomical considerations. *Evolution* 16:192-213.

Tomlinson, P. B. 1969a. Commelinales-Zingiberales. In *Anatomy of the monocotyledons*, vol. 3, C. R. Metcalfe (ed.). Clarendon Press, Oxford.

Tomlinson, P. B. 1969b. On the morphology and anatomy of turtle grass, *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). *Bull. Mar. Sci.* 19: 286-305.

Tomlinson, P. B. 1982. Helobiae (Alismatidae), vol. 7. In *Anatomy of the monocotyledons*, C. R. Metcalfe (ed.). Oxford University Press, Oxford.

Tomlinson, P. B. 1986. *The botany of mangrooes*. Cambridge University Press, Cambridge.

Tomlinson, P. B. 1990. *The structural biology of palms*. Clarendon Press, Oxford.

Tomlinson, P. B. and M. H. Zimmerman. 1969. Vascular anatomy of monocots with secondary growth. *J. Arnold Arbor.* 50:159-179.

Tomlinson, P. B., R. B. Primack, and J. S. Bunt. 1979. Preliminary observations on floral biology in mangrove Rhizophoraceae. *Biotropica* 11: 256-277.

Tomlinson, P. B. and P. A. Cox. 2000. Systematic and functional anatomy of seedlings in mangrove Rhizophoraceae: vivipary explained. *Bot.J. Linn. Soc.* 134: 215-231.

Torrey, J. G. and R. H. Berg. 1988. Some morphological features for generic characterization among the Casuarinaceae. *Amer. J. Bot.* 75: 864-874.

Townsend, C. C. 1993. Amaranthaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, and V. Bittrich (eds.), 70-91. Springer-Verlag, Berlin.

Treutlein, J., G. F. Smith, B.-E. van Wyk, and M. Wink. 2003. Phylogenetic relationships in Asphodelaceae (subfamily Alloideae) inferred from chloroplast DNA sequences *(rbcL, matK)* and from genomic fingerprinting (ISSR). *Taxon* 52: 193-207.

Trift, L, M. Källersjö, and A. A. Anderberg. 2002. The monophyly of *Primula* (Primulaceae) evaluated by analysis of sequences from the chloroplast gene *rbcL*. *Syst. Bot.* 27: 396-407.

Tucker, G. C. 1987. The genera of Cyperaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 68: 361-445.

Tucker, G. C. 1989. The genera of Commelinaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 70: 97-130.

Tucker, G. C. 1996. The genera of Pooideae (Gramineae) in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* No. 9: 11-90.

Tucker, S. C., A. W. Douglas, and L. H.-X. Liang. 1993. Utility of ontogenetic and conventional characters in determining phylogenetic relationships of Saururaceae and Piperaceae (Piperales). *Syst. Bot.* 18: 614-641.

Tucker, S. C. and A. W. Douglas. 1994. Ontogenetic evidence and phylogenetic relationships among basal taxa of legumes. In *Advances in legume systematics*, part 6, I. K. Ferguson and S. Tucker (eds.), 11-32. Royal Botanic Gardens, Kew.

Ueda, K., K. Kosuge, and H. Tobe. 1997. A molecular phylogeny of Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales) based on *rbcL* nucleotide sequences. *J. Plant Ses.* 110: 171-178.

Uhl, N. W. and J. Dransfield. 1987. *Genera palmarum*. L. H. Bailey Hortorium and International Palm Society, Ithaca, NY.

Uhl, N. W., J. Dransfield, J. I. Davis, M. A. Luckow, K. H. Hansen, and J. J. Doyle. 1995. Phylogenetic relationships among palms: cladistic analyses of morphological and chloroplast DNA restriction site variation. In *Monocotyledons: systematics and evolution*, P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries (eds.), 623-661. Royal Botanic Gardens, Kew.

Umadevi, I. and M. Daniel. 1991. Chemosystematics of the Sapindaceae. *Feddes Repert.* 102: 607-612.

Unwin, M. M. 2004. *Molecular Systematics of the Eriocaulaceae Martinon*. Ph. D. Thesis, Miami University, Ohio.

Urtuey, E. and T. F. Stuessy. 2001. New hypotheses of phylogenetic relationships in Barnadesioideae (Asteraceae) based on morphology. *Taxon* 50: 1043-1066.

van Heusden, E. C. H. 1992. Flowers of Annonaceae: morphology, classification, and evolution. *Blumea*, Suppl. 7: 1-218.

van den Berg, C., D. H. Goldman, J. V. Freudenstein, A. M. Pridgeon, K. M. Cameron, and M. W. Chase. 2005. An overview of the phylogenetic relationships within Epidendropideae inferred from multiple DNA regions and recircumscription of Epidendreae and Arethuseae (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 92: 613-624.

van der Pijl, L. 1957. On the arilloids of *Nephelium, Euphoria, Litchi* and *Aesculus* and the seeds of Sapindaceae in general. *Acta Bot. Neerl.* 6: 618-641.

van der Pijl, L. and C. H. Dodson. 1966. *Orchid flowers, their pollination and evolution*. University of Miami Press, Coral Gables, FL.

van der Werff, H. 1991. A key to the genera of Lauraceae in the New World. *Ann. Missouri Bot. Gard. 78:* 377-387.

van der Werff, H. and H. G. Richter. 1996. Towards an improved classification of Lauraceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 83: 409-418.

van Ham, R. C. H. 1994. *Phylogenetic implications of chloroplast DNA variation in the Crassulaceae*. Dissertation. University of Utrecht, Belgium.

van Ham, R. C. H. and H. T. t'Hart. 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. *Amer. J. Bot.* 85: 123-134.

van Heel, W. A. 1966. Morphology of the androecium in Malvales. *Blumea* 13: 177-394.

Vander Wyk, R. and J. E. Camight. 1956. The anatomy and relationships of the Annonaceae. *Trop. Woods* 104: 1-24.

Varadarajan, G. S. and A. J. Gilmartin. 1988. Phylogenetic relationships of groups of genera within the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). Syst. *Bot.* 13: 283-293.

Vaughan, J. G., J. R. Pjelan, and K. E. Denford. 1976. Seed studies in the Cruciferae. In *The biology and chemistry of the Cruciferae*, J. G. Vaughan, A. J. MacLeod, and B. M. G. Jones (eds.), 119-144. Academic Press, London.

Verhoek, S. 1998. Agavaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 3. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae), K. Kubitzki (ed.), 60-70. Springer-Verlag, Berlin.

Verkerke, W. 1985. Ovules and seeds of *Polygalaceae*. *J. Arnold Arbor.* 66: 353-394.

Verma, D.-P. S. and J. Standley. 1989. The *legume-Rhizobium* equation: coevolution of two genomes. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 29:* 545-557.

Vidal-Russell, R. and D. Nickrent. 2005. A molecular phylogeny of the mistletoe family Loranthaceae. Abstract. *Botany 2005:* 131-132.

Vink, W. 1988. Taxonomy in Winteraceae. *Taxon* 37: 691-698.

Vink, W. 1993. Winteraceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 2, Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families, K. Kubitzki, J. G. Rohwer, andV. Bittrich (eds.), 630-638. Springer-Verlag, Berlin.

Vinnersten, A. and K. Bremer. 2001. Age and biogeography of major clades in Liliales. *Amer. J. Bot.* 88:1695-1703.

Vinnersten, A. and G. Reeves. 2003. Phylogenetic relationships within Colchicaceae. *Amer. J. Bot.* 90: 1455-1462.

Vliet, G. J. C. M. van, J. Koek-Noorman, and B. J. H. ter Welle. 1981. Wood anatomy, classification and phylogeny of the Melastomataceae. *Blumea 27:163-473.*

Vogel, S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Mem. New York Bot. Gard.* 55: 130-142.

von Balthazar, M., W. S. Alverson, J. Schönenberger, and D. A. Baum. 2004. Comparative floral development and androecium structure in Malvoideae (Malvaceae s.L). *Int. J. Plant Sci.* 165: 445-473.

Vuilleumier, B. S. 1967. The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms. *Evolution* 21: 210-226.

Vuilleumier, B. S. 1969. The genera of Senecioneae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 50: 104-123.

Vuilleumier, B. S. 1973. The genera of Lactuceae (Compositae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 54: 42-93.

Wagenitz, G. 1959. Die systematische Stellung der Rubiaceae. *Bot.Jahr. Syst.* 79: 17-35.

Wagenitz, G. 1992. The Asteridae: evolution of a concept and its present status. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 209-217.

Wagenitz, G. 1977. New aspects of the systematics of Asteridae. *Plant Syst. Evol.* Suppl. 1: 375-395.

Wagner, W. L. and P. C. Hoch. 2005, onward. *Onagraceae. The evening primrose family website*. http://ravenel.si.edu/botany/onagraceae/index.htm.

Wagstaff, S. J. and R. G. Olmstead. 1996. Phylogeny of Labiatae and Verbenaceae inferred from *rbcL* sequences. *Syst. Bot. 22:* 165-179.

Wagstaff, S. J., L. Hickerson, R. Spangler, P. A. Reeves, and R. G. Olmstead. 1998. Phylogeny in Labiatae s. L, inferred from cpDNA sequences. *Plant Syst. Evol.* 209: 265-274.

Walker, J. W. 1971. Pollen morphology, phytogeography and phylogeny of the Annonaceae. *Contr. Gray Herb.* 202: 1-131.

Wallace, G. D. 1975. Interrelationships of the subfamilies of the Ericaceae and the derivation of the Monotropoideae. *Bot. Not.* 128: 286-298.

Wallander, E. and V. A. Albert. 2000. Phylogeny and classification of Oleaceae based on *rbs16* and *trnL-F* sequence *data*. *Amer. J. Bot.* 87: 1827-1841.

Wallnöfer, B. 2004. Ebenaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 125-130. Springer-Verlag, Berlin.

Wang, W., R.-Q. Li, and Z.-D. Chen. 2005. Systematic position of Asteropyrum (Ranunculaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. *Plant Syst. Evol.* 255: 41-54.

Wannan, B. S. and C. J. Quinn. 1990. Pericarp structure and generic affinities in the Anacardiaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 102: 225-252.

Wannan, B. S. and C. J. Quinn. 1991. Floral structure and evolution in the Anacardiaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 107: 349-385.

Watson, L. and M. J. Dallwitz. 1992. *The grass genera of the world*. C. A. B. International, Wallingford, UK.

Warwick, S. I. and L. D. Black. 1993. Molecular relationships in subtribe Brassicinae (Cruciferae, tribe Brassiceae). *Canad. J. Bot.* 71: 906-918.

Weber, A. 2004. Gesneriaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 7, Lamiales (except Acanthaceae, including Avicenniaceae), K. Kubitzki (ed.), 63-158. Springer-Verlag, Berlin.

Weberling, F. 1988a. The architecture of inflorescences in the Myrtales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 226-310.

Weberling, F. 1988b. Inflorescence structure in primitive angiosperms. *Taxon* 37: 657-690.

Weberling, F. 1989. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the Leguminosae. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 29: 35-58.

Webster, G. L. 1967. The genera of Euphorbiaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 48: 303-430.

Webster, G. L. 1987. The saga of the spurges: a review of classification and relationships in the Euphorbiales. *Bot. J. Linn. Soc.* 94: 3-46.

Webster, G. L. 1994a. Classification of the Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 3-32.

Webster, G. L. 1994b. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 33-144.

Weeks, A. D., C. Daly & B. Simpson 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and Myrrh family. *Mol. Phylog. Evol.* 35:85-101.

Weigend, M. 2004. Loasaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 239-254. Springer-Verlag, Berlin.

Wen, J., G. M. Plunkett, A. D. Mitchell, and S. J. Wagstaff. 2001. The evolution of Araliaceae: a phylogenetic analysis based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Syst. Bot.* 26: 144-167.

Wetsching, W. and M. Pfosser. 2003. The Scilla plumbea puzzle-present status of the genus *Scilla* sensu lato in southern Africa and description of *Spetaea lachenaliiflora*, a new genus and species of Massonieae (Hyacinthaceae). *Taxon* 52: 75-91.

Whiffin, T. 1972. Observations on some upper Amazonian formicarial Melastomataceae. *Sida* 5: 32-41.

White, D. A. and L. B. Thien. 1985. The pollination of *Illicium parviflorum* (Illiciaceae). *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 101:15-18.

Whitlock, B. A., C. Bayer, and D. A. Baum. 2001. Phylogenetic relationships and floral evolution of the Byttnerioideae ("Sterculiaceae" or Malvaceae s. l.) based on sequences of the chloroplast gene, *ndhF*. *Syst. Bot.* 26: 420-437.

Weiblen, G. D. 2000. Phylogenetic relationships of functionally dioecious Ficus (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. *Amer. J. Bot.* 87: 1342-1357.

Wiegrefe, S. J., K. J. Sytsma, and R. P. Guries. 1994. Phylogeny of elm (*Ulmus*, Ulmaceae): molecular evidence for a sectional classification. *Syst. Bot.* 19: 590-612.

Wiegrefe, S. J., K. J. Sytsma, and R. P. Gories. 1998. The Ulmaceae, one family or two? Evidence from chloroplast DNA restriction site mapping. *Plant Syst. Evol.* 210: 249-270.

Wiehler, H. 1983. A synopsis of the neotropical Gesneriaceae. *Selbyana 6:* 1-219.

Wiens, D. and B. A. Barlow. 1971. The cytogeography and relationships of the Viscaceous and Eremolepidaceous mistletoes. *Taxon* 20: 313-332.

Wiersema, J. H. 1988. Reproductive biology of *Nymphaea* (Nymphaeaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 795-804.

Wilbur, R. L. 1994. The Myricaceae of the United States and Canada: genera, subgenera, and series. *Sida* 16: 93-107.

Wilbur, R. L. 2001. Five new combinations in the genus *Mordia* (Myricaceae) for neotropical species. *Rhodora* 103: 120-122.

Wildinson, A. M. 1948. Floral anatomy and morphology of some species of the genus *Vibumum* of the Caprifoliaceae. *Amer. J. Bot.* 35: 455-465.

Wildman, W. C. and B. A. Pursey. 1968. Colchicine and related compounds. *In The alkaloids, chemistry and physiology 11*, R. H. F. Manske (ed.), 407-457. Academic Press, London.

Wilken, D. H. 2004. Polemoniaceae. In *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, K. Kubitzki (ed.), 300-312. Springer-Verlag, Berlin.

Wilkin, P., P. Schols, M. W. Chase, K. Chayamarit, C. A. Furness, S. Huysmans, F. Rakotonasolo, E. Smets, and C. Thapyai. 2005. A plastid gene phylogeny of the yam genus, *Dioscorea:* roots, fruits, and Madagascar. *Syst. Bot.* 30: 736-749.

Williams, J. H., Jr. and W. E. Friedman. 2004. The 4-celled female gametophyte of *Illicium* (Illiciaceae; Austrobaileyales): implications for understanding the origin and early evolution of monocotyledons, eumagnoliids, and eudicots. *Amer. J. Bot.* 91: 332-351.

Williams, S. E. 1976. Comparative sensory physiology of the Droseraceae: evolution of a plant sensory system. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 120: 187-204.

Williams, S. E., V. A. Albert, and M. W. Chase. 1994. Relationships of Droseraceae: a cladistic analysis of *rbcL* sequence and morphological data. *Amer. J. Bot.* 81: 1027-1037.

Wilson, C. L. 1950. Vasculation of the stamen in the Melastomataceae, with some phyletic implications. *Amer. J. Bot.* 37: 431-444.

Wilson, K. A. 1960a. The genera of Arales in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 41: 47-72.

Wilson, K. A. 1960b. The genera of Convolvulaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 41: 298-317.

Wilson, K. A. 1960c. The genera of Hydrophyllaceae and Polemoniaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 41:197-212.

Wilson, K. A. 1960d. The genera of Myrtaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 41: 270-278.

Wilson, K. A. and C. E. Wood. 1959. The genera of Oleaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 40: 369-384.

Wilson, P. G., P. A. Gadek, and C. J. Quinn. 1996. Phylogeny of Myrtaceae and its allies based on *matK* sequence data. *Amer. J. Bot.* 83(6) (Suppl.): S202.

Wilson, P. G., M. M. O'Brien, P. A. Gadek, and C. J. Quinn. 2001. Myrtaceae revisited: a reassessment of infrafamilial groups. *Amer. J. Bot.* 88: 2013-2025.

Wilson, P. G., M. M. O'Brien, M. M. Hestlewood, and C. J. Quinn. 2005. Relationships within Myrtaceae sensu lato based on *matK* phylogeny. *Plant Syst. Evol.* 251-3-19.

Wilson, T. K. and L. M. Maculans. 1967. The morphology of the Myristicaceae. I. Flowers of *Myristica fragrans* and *M. malabarica*. *Amer. J. Bot.* 54:214-220.

Winkworth, R. C. and M. J. Donoghue. 2005. *Viburnum* phylogeny based on combined molecular data: implications for taxonomy and biogeography. *Amer. J. Bot.* 92: 653- 666.

Wojciechowski, M. F., M. Lavin, and M. J. Sanderson. 2004. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene resolves many wellsupported subclades within the family. *Amer. J. Bot.* 91:1846-1862.

Wolfe, A. D., C. P. Randle, L. Liu, and K. E. Steiner. 2005. Phylogeny and biogeography of Orobanchaceae. *Folia Geobot.* 40: 115-134.

Wolfe, J. A. 1989. Leaf-architectural analysis of the Hamamelididae. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae*, vol. 1, Introduction and "lower" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40A, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 75-104. Clarendon Press, Oxford.

Wolfe, J. A. and T. Tanai. 1987. Systematics, phylogeny and distribution of *Acer* (maples) in the Cenozoic of North America. *J. Fac. Sci. Hokkaido Imperial University*, Ser. 4, Geology 22: 1-246.

Wolfe, J. A. and W. Wehr. 1988. Rosaceous *Chamaebatiaria*-like foliage from the Paleogene of western North America. *Aliso* 12:177-200.

Wood, C. E. 1958. The genera of woody Ranales in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 39: 296-346.

Wood, C. E. 1959a. The genera of Nymphaeaceae and Ceratophyllaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 40: 94-112.

Wood, C. E. 1959b. The genera of Theaceae of the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 40: 413-419.

Wood, C. E. 1960. The genera of Sarraceniaceae and Droseraceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 41: 152-163.

Wood, C. E. 1961. The genera of Ericaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 42: 10-80.

Wood, C. E. 1971. The Saururaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 52: 479-485.

Wood, C. E. 1974. A *students atlas of flowering plants: some dicotyledons of eastern North America.* Harper & Row, New York. Prepared as part of the Generic Hora of the Southeastern U.S. Project.

Wood, C. E. 1983. The genera of Menyanthaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 64: 431-445.

Wood, C. E. and P. Adams. 1976. The genera of Guttiferae (Clusiaceae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 57: 74-90.

Wood, C. E. and R. B. Channell. 1960. The genera of Ebenales in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 41:1-35

Wood, C. E. and R. K. Godfrey. 1957. *Pinguicula* (Lentibulariaceae) in the Southeastern United States. *Rhodora* 59: 217- 230.

Wood, C. E. and R. E. Weaver, Jr. 1982. The genera of Gentianaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 63: 441-487.

Wood, T. H., W. M. Whitten, and N. H. Williams. 2000. Phylogeny of *Hedychium* and related genera (Zingiberaceae) based on ITS sequence data. *Edinburgh J. Bot.* 57: 261-270.

Woodland, D. W. 1989. Biology of temperate Urticaceae (nettle) family. In *Evolution, systematics and fossil history of the Hamamelidae,* vol. 2, "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Vol. 40B, P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), 309-318. Clarendon Press, Oxford.

Woodson, R. E. 1954. The North American species of *Asclepias* L. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 41: 1-211.

Wortley, A. H., P. J. Rudall, D. J. Barris, and R. W. Scotland. 2005. How much data are needed to resolve a difficult phylogeny? Case study in Lamiales. *Syst. Biol.* 54: 697-709.

Wurdack, J. J. 1986. Atlas of hairs for neotropical Melastomataceae. *Smithsonian Contr. Bot.* 63: 1-80.

Wurdack, J. J. and R. Kral. 1982. The genera of Melastomataceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 63: 429-439.

Wurdack, K. J., P. Hoffmann, R. Samuel, A. de Bruijn, M. van der Bank, and M. W. Chase. 2004. Molecular phylogenetic analysis of Phyllanthaceae (Phyllanthoideae pro parte, Euphorbiaceae sensu lato) using plastid *rbcL* DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 91: 1882-1900.

Wurdack, K. J., P. Hoffman, and M. W. Chase. 2005. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid *rbcL* and *trriL-F* DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 92:1397-1420.

Xiang, Q. Y., D. E. Soltis, D. R. Moran, and P. S. Soltis. 1993. Phylogenetic relationships of *Corrais* L. sensu lato and putative relatives inferred from *rbcL* sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 723-734.

Xiang, Q. Y, S. J. Brunsfeld, D. E. Soltis and P. S. Soltis. 1996. Phylogenetic relationships in *Comus* based on chloroplast DNA restriction sites: implications for biogeography and character evolution. *Syst. Bot.* 21: 515-534.

Xiang, Q. Y. and Z. Murrell. 1998. Relationships and biogeography of *Comus* L. (Cornaceae) inferred from multiple molecular and morphological data sets. *Amer. J. Bot.* 85(6) Suppl.: 168.

Xiang, Q. Y, D. E. Soltis, and P. S. Soltis. 1998. Phylogenetic relationships of Cornaceae and dose relatives inferred from *matK* and *rbcL* sequences. *Amer. J. Bot.* 85: 285-297.

Xiang, Q. Y., M. L. Moody, D. E. Soltis, C. Z. Fan, and P. S. Soltis. 2002. Relationships within Cornales and circumscription of Cornaceae: *matK* and *rbcL* sequence data and affects of outgroups and long branches. *Mol. Phylo. Evol.* 24: 35-57.

Xiang, Q.-Y, D. T. Thomas, W. Zhang, S. R. Manchester, and Z. Murrell. 2006. Species level phylogeny of the genus *Comus* (Cornaceae) based on molecular and morphological evidence: implications for taxonomy and Tertiary intercontinental migration. *Taxon* 55: 9-30.

Xiaoping, Z. and K. Bremer. 1993. A cladistic analysis of the tribe Astereae (Asteraceae) with notes on their evolution and subtribal dassification. *Plant Syst. Evol.* 184: 259-283.

Yamashita, J. and M. N. Tamura. 2000. Molecular phylogeny of the Convallariaceae (Asparagales). *In Monocots: systematics and evolution,* K. L. Wilson and D. A. Morrison (eds.), 387-400. CSIRO, Collingwood, Australia.

Yamazaki, T. 1974. A system of Gamopetalae based on embryology. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo,* Sect. 3, Bot. 11: 263-281.

Yeo, P. F. 1984. Fruitdischarge type in *Geranium* (Geraniaceae): its use in dassification and its evolutionary implications. *Bot. J. Linn. Soc.* 89: 1-36.

Yeo, P. F. 1993. Secondary pollen presentation. *Plant Syst. Evol 6* (Suppl.): S1-S268.

Young, D. A. 1981. Are the angiosperms primitively vesselless? Syst. *Bot. 6:* 313-330.

Young, D. A. 1982. Leaf flavonoids of *Amborella trichopoda. Biochem. Syst. Evol.* 10: 21-22.

Young, N. D., K. E. Steiner, and C. W. de Pamphilis. 1999. The evolution of parasitism in Scrophulariaceae/Orobanchaceae: plastid gene sequences refute an evolutionary transition series. Ann. *Missouri Bot. Gard.* 86: 876-893.

Yulita, K. S., R. J. Bayer, and J. G. West. 2005. Molecular phylogenetic study of *Hopea* and *Shorea* (Dipterocarpaceae): evidence from the *tmL-tmF* and internal transcribed spacer regions. *Plant Species Biol.* 20: 167-182.

Zanis, M. J., D. E. Soltis, P. E. Soltis, S. Mathews, and M. J. Donoghue. 2002. The root of the angiosperms revisited. *Proc. National Acad. Sci. USA 99:* 6848-6853.

Zanis, M. J., P. S. Soltis, Y.-L. Qiu, E. Zimmer, and D. E. Soltis. 2003. Phylogenetic analysis and perianth evolution in basal angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 90: 129-150.

Zavada, M. S. and M. Kim. 1996. Phylogenetic analysis of Ulmaceae. *Plant Syst. Evol.* 200: 13-20.

Zhang, L.-B. and M. P. Simmons. 2006. Phylogeny and delimitation of the Celastrales inferred from nuclear and plastid genes. *Syst. Bot.* 31: 122-137.

Zhang, W.-H., Z.-D. Chen, J.-H. Li, H.-B. Chen, and Y.-C. Tang. 2003. Phylogeny of the Dipsacales s.l. based on chloroplast *tmL-F* and *ndhF* sequences. *Mol. Phylo. Evol.* 26: 176-189.

Zimmer, E. A., R. K. Hamby, M. L. Arnold, D. A. LeBlanc, and E. C.Theriot. 1989. Ribosomal RNA phylogenies and flowering plant evolution. In *The hierarchy of life,* B. Fernholm, K. Bremer, and H. Jornvall (eds.), 205-214. Elsevier, Amsterdam.

Zimmer, E. A., E. H. Roalson, L. E. Skog, J. K. Boggan, and A. Idnurm. 2002. Phylogenetic relationships in the Gesnerioideae (Gesneriaceae) based on nrDNA ITS and cpDNA *tmL-F* and *trnE-T* spacer region sequences. *Amer. J. Bot. 89:* 296-311.

Zomlefer, W. B. 1996. The Trilliaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* No. 1(9): 91-120.

Zomlefer, W. B. 1997a. The genera of Melanthiaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* 2: 133-177.

Zomlefer, W. B. 1997b. The genera of Nartheciaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot. 2:* 195-211.

Zomlefer, W. B. 1997c. The genera of Tofieldiaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* 2: 179-194.

Zomlefer, W. B. 1998. The genera of Hemerocallidaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* 3: 113-145.

Zomlefer, W. B., N. H. Williams, W. M. Whitten, and W. S. Judd. 2001. Generic circumscription and relationships in the tribe Melanthieae (Liliales, Melanthiaceae), with emphasis on *Zigadenus:* evidence from ITS and tmL-F sequence data. *Amer. J. Bot.* 88: 1657-1669.

Zomlefer, W. B., W. M. Whitten, N. H. Williams, and W. S. Judd. 2003. An overview of *Veratrum* s.l. (Liliales: Melanthiaceae) and an infrageneric phylogeny based on ITS sequence data. *Syst. Bot.* 28: 250-269.

Zomlefer, W. B., W. S. Judd, W. M. Whitten, and N. H. Williams. 2006a. A synopsis of Melanthiaceae (Liliales) with focus on character evolution in tribe Melanthieae. *Aliso* 22: 566-578.

Zomlefer, W. B., W. M. Whitten, N. H. Williams, and W. S. Judd. 2006b. Infrageneric phylogeny of *Schoenocaulon* (Liliales: Melanthiaceae) with clarification of cryptic species based on ITS sequence data and geographical distribution. *Amer. J. Bot.* 93: 1178-1192.

Zona, S. 1997. The genera of Palmae (Arecaceae) in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* No. 11: 71-107.

Zona, S. 1998. The Myoporaceae in the southeastern United States. *Harvard Pap. Bot.* 3: 171-179.

Zona, S. 2001. Starchy pollen in commelinoid monocots. *Ann. Bot. II* 87: 109-116.

Zona, S. and A. Henderson. 1989. A review of animal-mediated seed dispersal in palms. *Selbyana* 11: 6-21.

APÊNDICE 1
Nomenclatura Botânica

Se pretendemos comunicar eficientemente ou ter acesso a aspectos relacionados com a identidade, relações filogenéticas e outros aspectos biológicos, os grupos taxonômicos devem receber nomes. A disciplina que trata de dar nomes aos *taxa* é a **nomenclatura botânica**. Os princípios e regras da nomenclatura botânica têm sido desenvolvidos e atualizados ao longo de uma série de congressos internacionais e estão listados no Código Internacional de Nomenclatura Botânica, conhecido também pela sigla em inglês ICBN (McNeill et al. 2006). O propósito principal do ICBN é fornecer um nome correto para cada grupo taxonômico (ou táxon), dentro de um sistema estável (classificação).

Nomes científicos

Os sistematas botânicos (bem como outros cientistas) utilizam nomes científicos latinizados. Cada táxon – por exemplo, uma espécie, gênero ou família – tem seu nome e este é utilizado no mundo inteiro. A utilização de nomes científicos é fundamental para uma comunicação eficiente e acurada sobre as plantas em um contexto global. Nomes comuns (ou populares) não são apropriados para estes propósitos por numerosos motivos. Com freqüência estes nomes populares estão limitados a uma única linguagem ou a uma região geográfica em particular. Às vezes, o mesmo nome comum é aplicado a muitos *taxa* diferentes (p. ex., "jacarandá", "araticum"). Muitas espécies, especialmente se são raras ou não apresentam importância econômica, carecem de nome comum. Finalmente, com freqüência os nomes populares são enganosos quanto às relações filogenéticas; por exemplo, a "pinha-do-brejo" (*Magnolia ovata*, Magnoliaceae) não está relacionada com as "pinhas" do gênero *Annona* (Annonaceae).

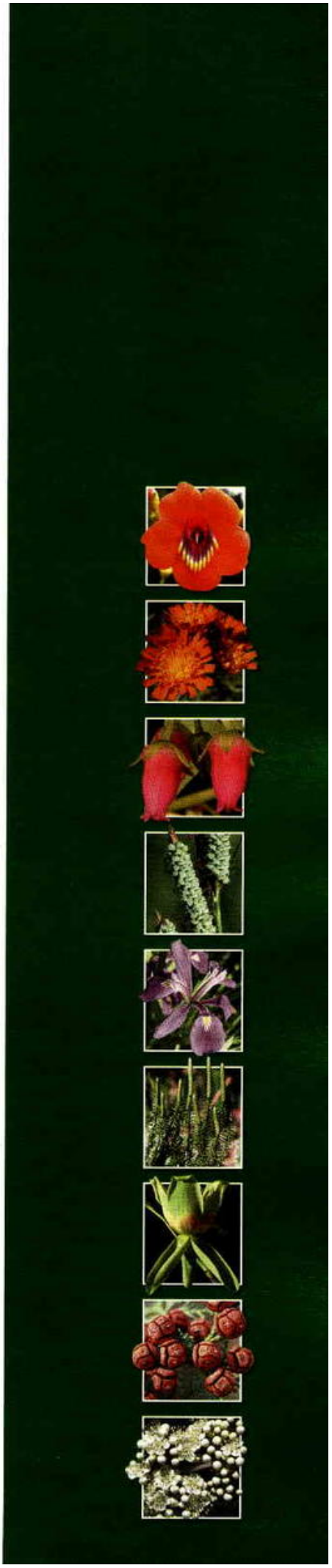


TABELA 1 Epítetos científicos comuns

Epíteto específico[a]	Significado	Epíteto específico	Significado	Epíteto específico	Significado
acaulis	acaule	*brevipes*	com pé curto	*dulcis*	doce
acicularis	acicular	*brunneus*	marrom-escuro	*dumosus*	arbustivo
aduncus	em forma de gancho	*bufonius*	dos sapos	*echinatus*	espinhento
		caeruleus	azul-escuro	*edulis*	comestível
aestivalis	do verão	*caesius*	cinza-azulado	*effusus*	laxo
affinis	relacionado	*calvus*	glabro	*elatior*	mais alto
agrestis	campestre	*calycinus*	calicino	*elatus*	alto
alatus	alado	*campanulatus*	campanulado	*elegans*	elegante
albicans	esbranquiçado	*campestris*	campestre	*ensifolius*	com folhas em forma de espada
albus	branco	*candicans*	branco		
alpestris	alpino	*capillaris*	semelhante a pêlos	*eriocarpus*	com frutos pilosos
alpinus	alpino	*carinatus*	com quilha	*esculentus*	comestível
alternans	que (se) alterna	*caudatus*	com cauda	*exiguus*	pequeno, fino
altissimus	muito alto	*cerifera*	que carrega cera	*fallax*	enganoso
amabilis	gracioso	*cernuus*	que cai	*farinosus*	farináceo
amarus	amargo	*chloranthus*	com flores verdes	*fasciculatus*	fasciculado
ambigens	ambíguo	*chrysophyllus*	com folhas douradas	*fastigiatus*	eretos e juntos
amoenus	encantador			*filipes*	pedúnculos filiformes
amplexicaulis	que abraça	*chrysostomus*	com fauce dourada		
anceps	com duas cabeças ou com duas arestas	*cinctus*	em forma de cinto	*fistulosus*	oco, cilíndrico
		clandestinus	oculto	*flabellatus*	como leque
		coarctatus	compresso, estreitado	*flagellaris*	como chicote
angustatus	estreito			*flavenscens*	amarelado
angustifolius	com folhas estreitas	*coccineus*	escarlate	*flavus*	amarelo
annotinus	do ano	*comatus*	piloso	*flexilis*	flexível
annuus	anual	*communis*	gregário	*floribundus*	florífero
aphyllus	sem folhas	*commutatus*	que muda	*floridus*	florido
apiculatus	terminado em ponta	*comosus*	barbado, com pêlos longos	*fluitans*	que flutua
				fluviatilis	do rio
appendiculatus	apendiculado	*concinnus*	ordenado	*foetidus*	malcheiroso
applanatus	achatado	*concolor*	de cor similar	*foliosus*	folhoso
arcuatus	em forma de arco	*confertus*	coroado	*formosus*	bonito
arenarius	das areias	*confinis*	com bordos	*frondosus*	foliáceo
areolatus	areolado	*conoideus*	cônico	*fulgens*	brilhante
argenteus	prateado	*contortus*	contorto	*furcatus*	bifurcado
argutus	com ponta aguda ou afiada	*cornicalatus*	com pequenos chifres	*geniculatus*	articulado
				gracilis	fino, tenro
argyreus	prateado	*cornutus*	com chifres	*gramineus*	com aspecto de grama
aridus	árido	*coronarius*	com guirlanda		
aristatus	com aristas	*crassifolius*	com folhas espessas	*graveolens*	com aroma forte
arundinaceus	como gramíneas	*crassipes*	com pecíolo ou pedicelo espesso	*hebecarpus*	com fruto pubescente
arvensis	dos campos cultivados	*crinitus*	piloso	*hirtus*	piloso
asper	áspero	*cristatus*	cristado	*humifusus*	que se espalha
atratus	preto ou escuro	*cuneiformis*	em formato de cunha	*humilis*	anão
atropurpureus	púrpuro-escuro			*hyemalis*	do inverno
atrosanguineus	cor de sangue-escuro	*dasycarpus*	com fruto piloso	*hyperboreus*	boreal
		dasytachys	com espiga pilosa	*hypogaeus*	subterrâneo
aureus	dourado	*debilis*	fraco	*hypoglaucus*	glauco por baixo
australis	do sul	*decapetalus*	com dez pétalas	*hystrix*	híspido
azureus	cor azul-celeste	*decipiens*	que engana	*incanus*	grisalho
baccatus	com bagas	*decorus*	elegante	*inermis*	inerme
baculiformis	em forma de báculo	*decumbens*	que se reclina	*inodorus*	sem odor
bicolor	com duas cores	*deflexus*	curvado para baixo	*intumescens*	intumescido
bidentata	com dois dentes	*demissus*	baixo, fraco	*junceus*	juncáceo
biennis	bianual	*dentatus*	denteado	*lactatus*	leitoso
bifidus	bífido	*didymus*	aos pares	*lacustris*	dos lagos
biflorus	com duas flores	*digitatus*	palmado	*laevigatus*	liso
borealis	do Norte	*discolor*	com cores diferentes	*lanuginosus*	piloso
Brachycarpus	com frutos curtos			*latifolius*	com folhas largas

[a]Estes epítetos são adjetivos e aparecem aqui na forma masculina, mas na sua utilização deverão sempre concordar com o gênero do nome genérico.

TABELA 1 (continuação)

Epíteto específico[a]	Significado	Epíteto específico	Significado	Epíteto específico	Significado
leptocladus	com caule fino	*ovatus*	ovado	*sensibilis*	sensível
leucanthus	com flores brancas	*oxycanthus*	com espinhos afiados	*septentrionalis*	do Norte
linearis	linear			*serotinus*	de florada tardia
littoralis	litorâneo	*paludosus*	paludoso, palustre	*serpens*	rasteiro
longipes	com pé longo	*palustris*	dos brejos	*serpyllifolius*	com folhas de *Thymus*
lucidus	brilhante, claro	*parviflorus*	com flores pequenas	*setaceus*	com aristas
lupulinus	semelhante ao lúpulo	*parvifolius*	com folhas pequenas	*speciosus*	vistoso
luteolus	amarelado			*spectabilis*	espectacular
macilentus	macio	*parvulus*	muito pequeno	*squarrosus*	com partes recurvadas
macranthus	com flores grandes	*patens*	que se espalha		
macrocarpus	com frutos grandes	*pauciflorus*	com poucas flores	*stans*	ereto
macrophyllus	com folhas grandes	*pectinatus*	pectinado, como pente	*stellatus*	em forma de estrela
maculatus	manchado			*stenophyllus*	com folhas estreitas
maritimus	do mar	*pedatus*	como pé	*strictus*	reto
medius	intermediário	*pentandrus*	com cinco estames	*tenellus*	fino, macio, tenro
megarrhizus	com raízes grandes	*peregrinus*	exótico	*tenuis*	fino, estreito
micranthus	com flores pequenas	*perennans*	perene	*teres*	terete, cilíndrico
		plantagineus	semelhante a plantago	*ternatus*	em grupos de três
millefolius	com muitas folhas			*tetrapterus*	com quarto asas
mirabilis	maravilhoso	*platycarpus*	com frutos largos	*thyrsiflorus*	com flores em tirsos
modestus	modesto (pequeno)	*platycladus*	com ramos largos	*tinctorius*	que cora, que tinge
mollis		*platyphyllus*	com folhas largas	*tricoccus*	trilobado
moniliformis	constrito a intervalos regulares	*polyanthus*	com muitas flores	*tridens*	com três dentes
		polystachyus	com muitas espigas	*trifidus*	com três partes
monocephalus	com uma única cabeça	*praecox*	precoce	*tripteris*	com três asas
		prasinus	cor verde-grama	*tristis*	triste
monostachys	com uma única espiga	*procera*	alto	*trivialis*	trivial
		pulchellus	bonitinho	*umbrosus*	que gosta da sombra
montanus	das montanhas	*pulcher*	bonito		
mutabilis	variável	*pumilis*	anão	*uncinatus*	em forma de gancho
nanus	anão	*pungens*	que fura		
natans	que flutua	*pycnanthus*	densamente florido	*undulatus*	ondulado
nemoralis	dos pomares	*quadrifolius*	com quatro folhas	*uniflorus*	unifloro
nictitans	que pisca	*quinquefolius*	com cinco folhas	*urceolatus*	urceolado
nigricans	preto	*ramosus*	ramificado	*urens*	urticante, que perfura
nitens	brilhante	*repens*	rasteiro		
nitidus	brilhante	*retroflexus*	reflexo	*ursinus*	dos ursos
nivalis	da neve	*riparius*	da beira de rio	*usitatissimus*	muito útil
niveus	como neve	*rostratus*	rostrado	*vaginatus*	com bainha
novae-angliae	da Nova Inglaterra	*rubellus*	avermelhado	*validus*	forte
noveboracensis	de Nova York	*rubiginosus*	cor de óxido	*velutinus*	aveludado
nudicaulis	com caule nu	*rufus*	vermelho	*venosus*	venoso
nutans	pêndulo	*rugosus*	com dobras, rugoso	*vernalis*	da primavera
obovatus	obovado	*rupestris*	rupestre	*vernus*	da primavera
occidentale	do Oeste	*saccharinus*	doce, adocicado	*versicolor*	de diversas cores
offcinalis	oficial	*sagittatus*	em forma de ponta de flecha	*vestitus*	coberto
oliganthus	com poucas flores			*vimineus*	semelhante a vime
oligocarpus	com poucos frutos	*salinus*	salgado	*virens*	verde
oligospermus	com poucas sementes	*sanguineus*	vermelho-sangue	*volubilis*	volúvel
		sativus	cultivado	*vulgaris*	comum
operculatus	com opérculo	*saxatilis*	das rochas	*vulpinus*	das raposas
orientalis	do Leste	*scandens*	trepador	*xanthocarpus*	com frutos amarelos
ornatus	ornamentado	*sclerophyllus*	com folhas duras		
orthocarpus	com frutos retos	*scoparius*	como escova		

Os nomes científicos são **binomiais;** isto é, são compostos por duas palavras ou nomes latinizados. O sistema de nomenclatura binomial foi utilizado pela primeira vez de modo consistente por Carolus Linnaeus, na obra *Species plantarum* (1753). A primeira palavra de um nome está no singular e consiste no nome do gênero ao qual a planta está sendo designada. A segunda palavra pode ser (1) um adjetivo qualificando o nome genérico (e, portanto, deve concordar em gênero com o nome genérico), (2) um nome por aposição ou (3) um nome possessivo. Nos três casos é denominado **epíteto específico.**

A maioria dos epítetos específicos refere-se aos atributos característicos, sejam morfológicos, ecológicos ou químicos. Alguns epítetos referem-se à área de distribuição do táxon; outros homenageiam a pessoa que coletou o táxon pela primeira vez ou um cientista cujo trabalho contribuiu para o conhecimento botânico de uma região em particular ou de um determinado grupo taxonômico. Conhecer o significado dos nomes ajuda na sua memorização. A Tabela 1 apresenta alguns epítetos específicos comuns. Tanto o epíteto genérico quanto o específico são escritos em itálico ou sublinhados; a primeira letra do nome genérico sempre é maiúscula e o ICBN recomenda que o epíteto específico seja sempre escrito em letra minúscula. Finalmente, o epíteto específico não deve repetir exatamente o nome genérico, como em *Benzoin benzoin;* tais nomes são denominados **tautônimos.**

O epíteto específico geralmente é seguido pelo nome de um ou mais **autores:** o(s) nome(s) da(s) pessoa(s) que descreveu (ou descreveram) o táxon pela primeira vez. Estes nomes devem ser abreviados e uma lista de abreviaturas apropriadas tem sido elaborada (Brummitt e Powell 1992). Por exemplo, o nome científico completo do carvalho branco é *Quercus alba* Linnaeus. O gênero é *Quercus,* o epíteto específico é *alba* (um adjetivo que significa "branco") e o nome do autor é Linnaeus (que geralmente é abreviado com "L."). Outros exemplos seriam *Acer rubrum* L., *Hibiscus coccineus* Walt., *Pinus ponderosa* Dougl., *Quercus virginiana* Mill., *Rudbeckia laciniata* L. e *Vaccinium corymbosum* L.

Às vezes, como conseqüência do aumento do conhecimento sobre as relações filogenéticas de uma espécie, resulta necessário mudar seu nome. Estas mudanças podem interferir ou dificultar a obtenção de informações sobre o táxon, mas fornecem um reflexo mais acurado das hipóteses de relações filogenéticas, envolvendo-o e permitindo que a nomenclatura botânica seja mais preditiva. Por exemplo, Thomas Walter descreveu *Andromeda ferruginea* em 1788. Mais tarde, Thomas Nuttall (1818) decidiu que esta espécie e espécies afins pertenciam na verdade ao gênero *Lyonia,* porque suas cápsulas apresentam suturas claramente espessadas (Figura 1). Assim, o epíteto específico *ferruginea* foi transferido por Nuttall para o gênero *Lyonia.* O nome científico completo resultante foi *Lyonia ferruginea* (Walt.) Nutt., o nome que hoje é aceito para esta espécie. Observe que o autor que descreveu originalmente o táxon agora está entre parênteses e é seguido pelo nome do autor que fez a transferência. (Nutall tomou essa decisão com base em uma avaliação pessoal da variação dos caracteres dentro dos gêneros. Estudos filogenéticos recentes deste grupo de Ericaceae sugerem que *Andromeda,* na sua delimitação atual, e *Lyonia* não estão proximamente relacionados.)

FIGURA 1 Cápsulas de *Lyonia ferruginea.* Observe as suturas espessadas, cuja presença motivou Nuttall a transferir esta espécie do gênero *Andromeda* para *Lyonia.*

Em um segundo exemplo, o botânico alemão G. C. Oeder descreveu *Ledum groenlandicum* em 1771; ele designou esta espécie dentro do gênero *Ledum* porque apresenta flores de simetria radial e pétalas mais ou menos livres. Uma análise cladística do gênero *Rhododendron* e gêneros relacionados da tribo Rhodoreae (Kron e Judd 1990) indicou que *Ledum groenlandicum* e espécies próximas estão cladisticamente inseridos em *Rhododendron,* um gênero no qual quase todas as espécies apresentam flores simpétalas, de simetria ligeiramente bilateral. Assim, esta espécie foi transferida para *Rhododendron* e recebeu o nome *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron & Judd. O novo nome reflete as afinidades filogenéticas do táxon com outras espécies que também apresentam escamas peltadas multicelulares, tais como *Rhododendron minus* e *R. lapponicum.*

Às vezes, os nomes dos autores taxonômicos aparecem separados pelas preposições *ex* ou *in.* Nomes separados por *ex* significam que o segundo autor publicou um nome que tinha sido proposto (mas nunca publicado) pelo primeiro autor. Nomes separados por *in* significam que o primeiro autor publicou o nome em um livro ou um artigo editado (ou parcialmente escrito) pelo segundo. Como exemplos podemos citar *Gossypium tomentosum* Nutt. ex Seem., que poderia ser encurtado para *G. tomentosum* Seem., e *Viburnum ternatum* Rehder in Sargent., que poderia ser encurtado para *V. ternatum* Rehder. De acordo com o ICBN, os autores antes de *ex* ou depois de *in* não precisam ser citados.

Categorias infra-específicas – **subespécies** ou **variedades** – são freqüentemente reconhecidas dentro de espécies variáveis. Raças geográficas são com freqüência consideradas variedades ou *taxa* subespecíficos. Neste caso, lhes são con-

TABELA 2 Hierarquia das categorias taxonômicas aceitas pelo ICBN

Categoria[a]	Sufixo padrão
Reino	-bionta
Filo (ou **Divisão**)	-phyta
Subfilo (ou Subdivisão)	-phytina
Classe	-opsida
Subclasse	-idae
Superordem	-anae
Ordem	-ales
Subordem	-ineae
Superfamília	-ariae
Família	-aceae
Subfamília	-oideae
Tribo	-eae
Subtribo	-ineae
Gênero	Nenhum; escrito em itálico, letra inicial maiúscula
Espécie	Nenhum; nome genérico e específico em itálico

[a]As sete categorias principais estão indicadas em **negrito**.

feridos epítetos de variedade ou epítetos subespecíficos, tais como *Lyonia ligustrina* (L.) DC. var. *ligustrina* e *L. ligustrina* (L.) DC. var. *foliosiflora* (Michx.) Fernald, ou *Carpinus caroliniana* Walt. subsp. *caroliniana* e *C. caroliana* Walt. subsp. *virginiana* (Marsh.) Furlow. O epíteto da variedade ou subespécie que contém o espécime tipo da espécie (o conceito de tipo é explicado na página 549) repete o epíteto específico, mas sem nomear um autor; esta é a variedade denominada **nominal,** ou "típica".

Os nomes científicos das categorias hierárquicas superiores – gênero e supragenéricas – são **uninomiais;** isto é, são compostos por uma única palavra. Os nomes das categorias supragenéricas são nomes latinizados em plural. Em geral, a terminação do nome indica a categoria em que o táxon se situa. O ICBN reconhece sete categorias principais (reino, filo/divisão, classe, ordem, família, gênero e espécie), mas permite que outras categorias adicionais sejam intercaladas. Estas categorias adicionais se utilizam dos prefixos *super-* (acima) e *sub-* (abaixo). As categorias freqüentemente mais utilizadas, com seus sufixos padrões, estão listadas na Tabela 2.

É freqüente que pesquisadores escrevendo uma flora ou monografia insiram cada táxon dentro de uma categoria superior, mas isto não é exigido pelo ICBN. Se alguns gêneros de uma família são incluídos em subfamílias, convenciona-se inserir todos os gêneros dessa família em respectivas subfamílias, mesmo se isto resulta em subfamílias monotípicas ou se isto requer tomar decisões sobre gêneros que conhecemos deficientemente. Este desejo de inserir cada táxon em categorias superiores levou no passado à criação de *taxa* que funcionavam como "lixeiras": grupos criados com a finalidade de inserir uma miscelânea de *taxa* sobre os quais se sabia pouca coisa. Embora a prática de designar uma categoria para cada táxon pareça polida, ela não é necessária. Assim, um gênero pode pertencer a uma família, mas ter uma localização incerta (*incertae sedis*) dentro dela. No sistema APG (Angiosperm Phylogeny Group), o sistema que seguimos neste livro, algumas famílias não apresentam uma localização definida, por exemplo, em relação a ordens e até em relação a categorias hierárquicas ainda superiores. Por exemplo, incluímos Buxaceae e Trochodendraceae no clado das eudicotiledôneas, mas sem situá-las em uma ordem específica.

Nomes genéricos não apresentam uma terminação padronizada. A sua letra inicial é maiúscula e são escritos em itálico (ou sublinhados); nomes supragenéricos são escritos com letra inicial maiúscula, mas em geral não são escritos em itálico (autores europeus com freqüência utilizam itálico para estes nomes).

Os nomes das famílias se baseiam nos nomes dos gêneros tipo respectivos (gêneros tipo são explicados na página 549), por exemplo, *Rosa* (Rosaceae), *Aster* (Asteraceae), *Erica* (Ericaceae) ou *Cyperus* (Cyperaceae). No entanto, o nome de oito famílias tradicionais é especificamente mantido pelo ICBN. Estes nomes são Compositae (= Asteraceae), Cruciferae (= Brassicaceae), Gramineae (= Poaceae), Guttiferae (= Clusiaceae), Labiatae (= Lamiaceae), Leguminosae (= Fabaceae s.l.), Palmae (= Arecaceae) e Umbelliferae (= Apiaceae); os nomes em parênteses são os mais recentes. Além disso, os nomes Papilionaceae (= Fabaceae s.s.), quando este clado é considerado uma família, ou Papilionoideae (= Faboideae), quando considerado uma subfamília (como neste livro), são permitidos pelo ICBN. O ICBN aplica o princípio de prioridade de publicação para as categorias de família e as categorias nela contidas; para categorias acima de família, as regras são menos restritivas. Por este motivo, há uma grande variação nos nomes taxonômicos acima de família.

Um exemplo da aplicação das categorias taxonômicas em *Acer rubrum* é apresentado na Tabela 3. Lembre-se que os *taxa*, especialmente acima de espécie, representam grupos monofiléticos e, como tais, são considerados o produto da evolução. As hierarquias de uma classificação, ao contrário,

TABELA 3 Uma aplicação das categorias de classificação em *Acer rubrum*

Categoria	Táxon
Reino	Viridiplantae (plantas verdes)
Filo (ou Divisão)	Embryophyta (embriófitas)
Subfilo (ou Subdivisão)	Tracheophytina (traqueófitas)
Classe	Angiospermopsida (angiospermas)
Ordem	Sapindales
Família	Sapindaceae (família do guaraná)
Gênero	*Acer*
Espécie	*Acer rubrum*

são construções da mente humana, tendo valor apenas relativo, não absoluto (ver Capítulo 2). Assim, é mais importante lembrar, por exemplo, que as angiospermas são consideradas um grupo monofilético sustentado por numerosas sinapomorfias do que se preocupar com qual seria a hierarquia ou categoria mais apropriada para este táxon.

Argumentos contra o uso de hierarquias nas classificações

Como acabamos de ver, é amplamente aceito que as categorias taxonômicas são arbitrárias. Embora um grupo nomeado deva ser monofilético, não há uma forma *a priori* de determinar se este táxon deve ser considerado um gênero, uma família, uma ordem ou um táxon intermediário. Se as categorias são arbitrárias, acabar com o seu uso seria um passo lógico. Os *taxa* seriam incluídos em grupos nomeados, mas estes não seriam designados como famílias, ordens, etc. No entanto, grupos como ordens, famílias e gêneros são em geral familiares e de uso comum. A aceitação de uma nomenclatura totalmente nova é improvável e não deve ocorrer de modo rápido e sem gerar protestos. No entanto, um sistema alternativo de nomenclatura botânica, denominado PhyloCode, está sendo desenvolvido.

O PhyloCode tem sido estruturado inteiramente fora das regras do ICBN, que governa o uso das categorias linneanas e tem sido utilizado pelos sistematas vegetais por um longo tempo. Em outras palavras, trata-se de um sistema nomenclatural alternativo, em vez de uma revisão do sistema nomenclatural já existente (ver *site* do PhyloCode no endereço www.ohiou.edu/phylocode). Para o PhyloCode, os nomes dos *taxa* referem-se apenas a grupos monofiléticos e são definidos de três maneiras:

1. Uma **definição baseada em um nó** confere nome ao clado que se origina a partir de um nó em particular de uma árvore filogenética. Este nó representa o ancestral comum imediato de dois (ou mais) descendentes designados (Figura 2A).
2. Uma **definição baseada em um ramo** de uma árvore filogenética confere nome a um clado contendo um ramo em particular de uma árvore filogenética e todos os nós e ramos descendentes a partir do primeiro (Figura 2B).
3. Uma **definição baseada em apomorfias** confere nome a um clado derivado de um ancestral em comum em que surgiu um determinado caráter apomórfico (Figura 2C) (de Queiroz e Gaulthier 1992).

A questão das categorias é particularmente problemática em relação às espécies, e uma discussão completa deste tópico excede o escopo de um texto introdutório. O sistema de nomenclatura binomial (como apresentado no ICBN) requer que cada espécie seja incluída em um gênero e que o nome do gênero seja o primeiro elemento do nome da espécie. Por exemplo, *Quercus virginiana* é um integrante do gênero *Quercus*. Tais binomiais parecerão filosoficamente problemáticos caso as categorias linneanas, como o gênero, sejam eliminadas dos sistemas de classificação. No entanto, os binomiais são apenas uma combinação de um nome e um adjetivo em latim e, como tais, não apresentam conotações filosóficas particulares (Stevens 2002, 2006). O problema torna-se pior se as afinidades filogenéticas são incertas; *incertae sedis* não

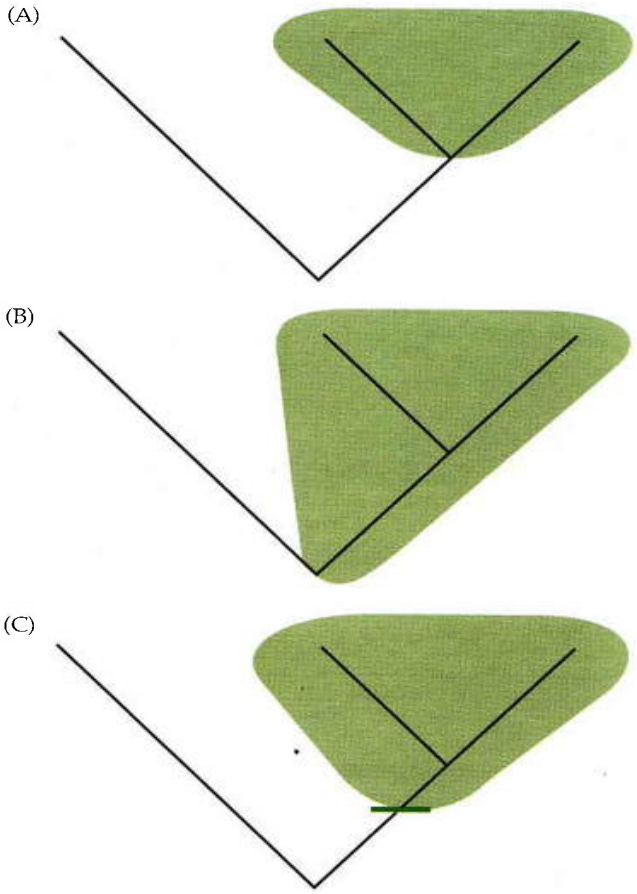


FIGURA 2 Três modos de definir nomes de *taxa*, de acordo com o PhyloCode. (A) Definição baseada em um nó. (B) Definição baseada em um ramo. (C) Definição baseada em apomorfias.

é uma opção viável para uma espécie. Hoje em dia os sistematas fazem o melhor possível para incluir as espécies nos gêneros corretos, mas em alguns casos as evidências não são conclusivas.

Uma solução para este problema seria nomear espécies com um uninomial em vez de usar um binomial, e várias formas de utilizar uninomiais têm sido propostas (Cantino et al. 1999). A utilização de uninomiais traria uma maior estabilidade no uso dos nomes específicos, mas teria também outras conseqüências menos desejáveis, como a perda de informação sobre afinidades filogenéticas. A falta de consenso sobre como construir e implementar o uso de uninomiais levou à manutenção dos nomes específicos dentro das categorias baseadas nos códigos, mas também promoveu a busca de formas de comunicar o *status* filogenético dos *taxa* na parte genérica dos binomiais específicos (Laurin e Cantino 2007).

A nomenclatura deveria ser pensada como parte de uma linguagem, com as palavras tendo significados específicos, mas também comunicando relações entre as coisas. O sucesso e aceitação futuros da nomenclatura filogenética dependerá da decisão de utilizar ou não nomes que reflitam o máximo possível o atual sistema binomial, de modo que os nomes apresentem informações e conotações "históricas" que possam ser facilmente utilizadas pela maioria dos usuários de informações sistemáticas, inclusive estudantes (Sytsma e Pires 2001).

Pronúncia dos nomes científicos

Embora a pronúncia dos nomes científicos possa parecer difícil, a maioria é mais fácil de pronunciar do que determinadas palavras pouco comuns da língua portuguesa. Além disso, resulta difícil pronunciar nomes científicos "incorretamente", pois não há um consenso geral sobre como pronunciá-los!*

A maioria dos botânicos da América do Norte utiliza a pronúncia "tradicional" em que cada letra é pronunciada como o seria em inglês. Assim, as vogais são pronunciadas como se fossem em inglês. No entanto, é importante lembrar que uma palavra em latim tem tantas sílabas quanto vogais ou ditongos. Todas as vogais e ditongos são pronunciados, sem letras mudas no final da palavra. No entanto, quando as palavras iniciam em *cn*, *gn*, *mn* ou *pt*, a primeira letra é muda. As letras *c* e *g* são geralmente pronunciadas como *k* ou *g* (não seguida de u), respectivamente. *G* é pronunciada de modo suave (geralmente como *j*) quando seguida das letras ou ditongos *e*, *i*, *y*, *ae* ou *oe*. *Ch* é pronunciado como *k*. Um *x* no início de uma palavra é pronunciado como *z*, enquanto um *x* no meio da palavra é pronunciado como *ks*. Um *e* no final da palavra tem pronúncia longa, ao tempo que um *a* tem pronúncia curta. Para *uu*, ambas as letras são pronunciadas, sendo a primeira longa e a segunda curta.

Muitos pesquisadores europeus pronunciam os nomes latinos segundo o método "acadêmico reformado", que tenta imitar (até onde sabemos!) a pronúncia dos romanos instruídos. A pronúncia dos pesquisadores latino-americanos é divergente daquela dos norte-Americanos e se assemelha com a pronúncia da maioria dos pesquisadores europeus.

Princípios nomenclaturais

1. **A nomenclatura botânica é independente da zoológica.** Embora os códigos de nomenclatura botânica e zoológica tenham princípios similares, há muitas diferenças específicas. Um dos resultados desta independência dos códigos é que eventualmente uma planta e um animal poderão ter o mesmo nome. Assim, o gênero *Cecropia* designa árvores tropicais e mariposas coloridas e *Pieris* designa um tipo de borboleta e um gênero de Ericaceae. No entanto, tais duplicações são fortemente desencorajadas.

   Lembre-se que o código de botânica não se aplica somente às plantas verdes, mas também a outros clados eucariontes, tais como os estramenópilas, alguns alveolados (os dinoflagelados), as rodófitas (algas vermelhas), fungos e diversos outros clados eucariontes (como os euglenóides e mixomicetos). Alguns grupos de "protistas", como as euglenas e os dinoflagelados, às vezes são considerados "animais" e classificados de acordo com as regras nomenclaturais do código de nomenclatura zoológica. Assim, poucos grupos de organismos poderão ter dois nomes, um regulado pelo código de Botânica, e outro pelo código de Zoologia.

2. **A aplicação de nomes para grupos taxonômicos é regida por meio de tipos nomenclaturais.** Quando uma nova espécie ou um novo táxon infra-específico é descrito, o autor deve designar um determinado espécime como tipo. Este espécime, depositado em um herbário em particular onde ficará disponível para estudos posteriores, é o **holótipo** (também denominado espécime tipo ou espécime portador do nome). Assim, o nome de uma espécie nova está ligado a este espécime em particular, que ilustra e representa aquilo que o autor tinha em mente quando descreveu o novo táxon. Duplicatas do holótipo em outros herbários – isto é, partes da mesma planta ou indivíduos da mesma população que foram coletados ao mesmo tempo e no mesmo local que o holótipo – são denominados **isótipos.**

   Holótipos e isótipos poderão ser consultados por sistematas que procuram esclarecer a aplicação correta de um nome científico em particular. Por exemplo, pesquisas indicam que o que era considerado uma espécie na verdade são duas. A qual dos *taxa* eu devo aplicar o nome preexistente? O tipo fornece uma resposta inequívoca para esta pergunta, já que o nome deverá ser aplicado ao táxon a qual pertence o espécime tipo.

   O espécime tipo pode não ser "típico", isto é, não necessariamente apresenta os caracteres mais comuns do táxon ao qual pertence. Não devemos esquecer a existência das variações e acreditar que todos os indivíduos de uma espécie terão caracteres "chave" ou "essenciais" que aparecem no tipo. O tipo não apresenta maior importância biológica do que qualquer outro espécime que possa nos ajudar a entender e descrever limites específicos ou padrões de variação; ele é apenas um auxiliar nomenclatural. Uma vez que um sistemata determinou, por meio de estudos sistemáticos, que o reconhecimento de determinadas espécies se justifica (ver Capítulo 6 e Winston 1999), os espécimes tipo são utilizados para designar um nome para tais espécies.

   O tipo para o nome de um gênero é o tipo de uma determinada espécie desse gênero. Este tipo é citado pelo nome da espécie. Por exemplo, o tipo do gênero *Lyonia* é *Lyonia ferruginea*. O tipo de uma família é o tipo de um determinado gênero dentro dessa família. Como mencionado na página 547, o nome da família baseia-se no nome desse gênero; por exemplo, *Aster* é o gênero tipo de Asteraceae, e *Erica*, de Ericaceae.

3. **A nomenclatura dos grupos taxonômicos baseia-se no princípio de prioridade de publicação.** O nome correto de um táxon é o primeiro nome publicado de acordo com as regras de nomenclatura botânica. O *Species Plantarum* de Linneu (publicado em 1º de maio de 1753) é considerado (para efeitos de prioridade) o ponto inicial para os nomes de espécie nas plantas vasculares. Outros grupos de plantas podem ter pontos iniciais diferentes. Nomes publicados posteriormente para um mesmo táxon são denominados **sinônimos** e não são considerados nomes válidos. Nomes que duplicam nomes que já existem (para outras espécies) também devem ser rejeitados e são denominados **homônimos.**

4. **Cada táxon deve ter apenas um único nome correto, exceto em casos especificados.** Alguns nomes amplamente utilizados não são na verdade os primeiros nomes

* N. de T. De fato, o latim é uma "língua morta". Isto é, ela é conhecida apenas por meio de obras artísticas (principalmente literárias), deixadas sobretudo pelos romanos, já que, originalmente, o latim era a língua "oficial" de Roma e seus domínios militares. Diferente do grego, o latim não tem acentos ortográficos, o que torna a acentuação das palavras mais uma questão de tradição do que outra coisa. Após a queda do Império Romano, o latim foi adotado como a língua oficial da igreja e se tornou, por séculos, a "língua das ciências".

validamente publicados para os respectivos *taxa*. Com o intuito de evitar mudanças desnecessárias, muitos destes nomes têm sido (e continuam sendo) conservados. Isto é, permite-se que sejam utilizados como se fossem os nomes corretos para os *taxa* correspondentes; isto é feito por meio de ações específicas em congressos botânicos. Além disso, as oito famílias e uma subfamília citadas na página 547 têm mais de um nome correto.

5. **Os nomes científicos são em latim ou latinizados, independentemente da sua origem.** A utilização do latim para os nomes científicos se origina no uso dessa língua como forma de comunicação global durante a Idade Média. As publicações botânicas eram freqüentemente escritas em latim, inclusive até meados do século XIX. O uso do latim facilita enormemente a comunicação entre sistematas de diversas culturas e linguagens.
6. **As regras de nomenclatura são retroativas, exceto quando expressamente indicado.** O ICBN é um sistema de regras e convenções a serem seguidas, mas que não necessariamente tem uma base biológica.

Requisitos para nomear uma espécie nova

O ICBN resume os passos necessários para descrever um táxon recentemente descoberto e garantir que o nome seja validamente publicado; estes passos, como aqui enunciados, aplicam-se às espécies.

1. As espécies devem ser nomeadas. O nome deve ser em latim ou latinizado, em formato binomial, e não deve duplicar outro nome que já exista.
2. A categoria do nome deve ser claramente indicada.
3. Um espécime tipo deve ser designado.
4. A espécie deve ser descrita em latim ou em outra língua e acompanhada por uma breve **diagnose** em latim (uma breve enumeração dos atributos da espécie ou uma comparação com espécies similares), ou ligada com alguma referência em que conste uma descrição em latim. Uma referência muito útil para efetuar descrições e diagnoses em latim é o livro *Botanical Latin*, de Stearn (1992).
5. Todas estas informações devem ser **validamente publicadas,** isto é, devem ser apresentadas em uma publicação que esteja disponível a outros botânicos, tais como revistas ou livros. A publicação de uma espécie nova em formas efêmeras de comunicação, como um catálogo de sementes, um jornal ou uma mensagem de *e-mail*, não constitui publicação efetiva, embora a função da Internet nas publicações válidas esteja sendo ativamente discutida.

Se todas estas diretrizes são seguidas, o nome da espécie é considerado **validamente publicado.** No entanto, o fato de um nome ter sido validamente publicado não quer dizer que ele seja necessariamente o nome correto para uma espécie em particular. Por exemplo, o novo nome poderá ser um sinônimo de um nome anterior, validamente publicado. As regras de nomenclatura em relação à publicação válida são relativamente simples. É muito mais difícil justificar a delimitação de uma espécie (como discutido no Capítulo 6; ver também Winston 1999) do que atender todos os requerimentos técnicos do ICBN.

Nomes de híbridos

Os híbridos entre duas espécies do mesmo gênero devem ser designados pela listagem alfabética dos nomes das espécies parentais separados pelo símbolo x; por exemplo, *Verbascum lychnitis* x *V. nigrum*. Alternativamente, um híbrido pode ser descrito e pode-lhe ser conferido um epíteto próprio, precedido do símbolo x; por exemplo, *Verbascum* x *schiedeanum* (=*Verbascum lychnitis* x *V. nigrum*). Tais nomes requerem uma descrição em latim e a designação de um tipo e devem ser validamente publicados.

Os híbridos entre espécies de diferentes gêneros podem ser designados pelos nomes das espécies parentais separados pelo símbolo x. Alternativamente, podem ser representados por uma fórmula genérica condensada junto com um epíteto específico. Uma fórmula genérica condensada é constituída por elementos dos nomes genéricos e é precedida por um símbolo x; por exemplo, x *Dialaeliocattleya* (um híbrido intergenérico entre *Diacrium*, *Laelia* e *Cattleya*). Tais fórmulas genéricas não requerem descrições em latim. Em geral, estas convenções não se aplicam às espécies originadas através de hibridização e poliploidia (ver Capítulo 6), especialmente se elas se reproduzem sexualmente.

Além disso, existem os assim chamados "híbridos de enxertia", que são quimeras (i.e., misturas das células dos parentais). Estas plantas podem ser designadas pelos nomes das espécies parentais separados pelo símbolo + (p. ex., *Crataegus* + *Mespilus*) ou podem ser nomeados de acordo com a fórmula + *Crataegomespilus*.

Plantas cultivadas

Plantas produzidas em cultivo através de hibridização, seleção artificial ou outros processos podem receber epítetos adicionais. A aplicação de tais nomes é regida pelo Código Internacional de Nomenclatura para Plantas Cultivadas (ICNCP), que reconhece "cultivares" ou "grupos de cultivares".

O termo **cultivar** é uma combinação das palavras *cultivada* e *variedade*; estas entidades com freqüência são denominadas "variedades" na literatura antiga. Os cultivares não devem ser confundidos com as variedades *botânicas*, que representam raças geográficas de ocorrência natural ou populações morfologicamente distintas (ver Capítulo 6). Cultivares são seleções produzidas tanto a partir de plantas selvagens quanto cultivadas e que podem ser produzidas de modo confiável por meio de métodos de propagação vegetativa (assexual) ou de sementes (sexual). Indivíduos dentro do mesmo cultivar são, em geral, geneticamente idênticos, mas isto não é obrigatório. As plantas podem ser geneticamente diversas e ainda ser consideradas parte de um mesmo cultivar contanto que diferenças não sejam perceptíveis nos atributos desejáveis neste cultivar (Brickell 2004). Grupos de cultivares estão unidos por um caráter de escolha em particular (p. ex., florada precoce, com flores amarelas). Um exemplo de grupos de cultivares são as maçãs *Granny Smith*. Os nomes de um cultivar podem ser em latim, mas nomes posteriores a 1º de janeiro de 1959 podem não estar em latim. No entanto, se uma es-

pécie for reduzida a um cultivar, este vai reter o epíteto (p. ex., *Mahonia japonica* torna-se *Mahonia* 'Japonica'). Os epítetos de cultivares podem consistir em uma ou mais palavras, cada uma delas tendo letra inicial maiúscula, e são escritas entre aspas simples ou dobradas. Durante um tempo, o epíteto do cultivar foi precedido por "cv.", mas isto não foi mais permitido após 1º de janeiro de 1996. Os nomes de cultivares podem ser utilizados após nomes genéricos, específicos ou infra-específicos. Os seguintes exemplos são designações equivalentes do mesmo cultivar: *Citrullus* 'Crimson Sweet'; *Citrullus lanatus* 'Crimsom Sweet' (ver também Jeffrey 1977).

Resumo

Os princípios e regras para construir e utilizar nomes científicos estão contidos no Código Internacional de Nomenclatura Botânica (ICBN). Os nomes das espécies são compostos por duas palavras (isto é, são binomiais). Os nomes de gêneros, famílias e outros *taxa* superiores são uninomiais (compostos por uma única palavra) e são palavras no plural.

O ICBN reconhece sete categorias principais: reino, filo/divisão, classe, ordem, família, gênero e espécies. As categorias acima de gênero têm terminações (sufixos) padronizadas. As categorias de uma classificação são construções da mente humana, tendo significado relativo, e não absoluto, enquanto os *taxa* (grupos monofiléticos de organismos) são os produtos da evolução e, como tais, representam entidades reais. Por tal motivo, alguns taxonomistas têm proposto a eliminação das categorias.

A nomenclatura botânica é independente da zoológica, embora ambos os códigos tenham princípios similares. A aplicação de nomes a grupos taxonômicos é determinada por meio de holótipos (os espécimes que carregam o nome). O nome correto de um táxon é o primeiro nome publicado que esteja de acordo com as regras de nomenclatura; este é o denominado princípio de prioridade de publicação. Cada grupo taxonômico pode ter apenas um nome correto (exceto em alguns casos especificados). Os nomes dos híbridos e de plantas produzidas em cultivo são regidos por regras especiais.

O ICBN resume os passos necessários para descrever uma nova espécie. Se todos estes passos são seguidos, o nome da espécie é tido como validamente publicado e pode concorrer por prioridade com outros nomes. O primeiro nome validamente publicado constitui o nome correto de um táxon.

BIBLIOGRAFIA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

Bailey, L. H. 1933. *How plants get their nomes*. Macmillan, New York. Reprinted 1963, Dover Publications, New York. [História do sistema binomial e das regras de nomenclatura; informações sobre a construção e pronúncia de nomes científicos; inclui uma lista de epítetos específicos comuns.]

Brako, L., A. Y. Rossman and David F. Farr. 1995. *Scientific and common names of 7,000 vascular plants in the United States*. APS Press, American Phytopathological Society, St. Paul, MN. [Nomes comuns para numerosas plantas vasculares.]

Brickell, C. D. (ed.). 2004. *International code of nomenclature for cultivated plants*. Ed 7 (Acta Horticulturae 647; Regnum Vegetabile 144). International Society for Horticultural Science, Gent-Oostakken, Belgium.

Bridson, G. D. R. (ed.). 2004. *BPH-2. Periodicals with botanical content. Constituting a second edition of Botanico-Periodicum-Huntianum*. Hunt Institute for Botanical Documentation, Carnegie Mellon University, Pittsburgh, PA. [Uma listagem de todas as publicações periódicas que contêm (ou contiveram) artigos relacionados com a botânica.]

Brummitt, R. K. 1992. *Vascular plant families and genera*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. [Uma listagem dos gêneros de plantas vasculares de todo o mundo, em ordem alfabética e também arranjadas por família, como eram aceitas pelo herbário de Kew; hoje um pouco ultrapassada.]

Brummitt, R. K. and C. E. Powell. 1992. *Authors of plant names*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. [Uma lista dos nomes de cerca de 30.000 autores botânicos, junto com as abreviações padronizadas dos nomes.]

Cantino, P. D., H. N. Bryant, K. de Queiroz, M. J. Donoghue, T. Eriksson, D. M. Hillis and M. S. Y. Lee. 1999. Species names in phylogenetic nomenclature. *Syst. Biol.* 48: 790-807. [Proposta de diversos métodos para utilizar uninomiais para nomear espécies.]

De Queiroz, K. and J. Gauthier. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 449-480.

Farr, E. R., J. A. S. Leussink and F. A. Stafleu (eds.). 1979. *Index nominum genericorum (plantarum)*. 3 vols (Regnum Vegetabile, vols. 100-102). Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht, Netherlands. [Uma listagem de todos os gêneros de "plantas" e fungos, indicando para cada um o autor botânico, o tipo e a localização taxonômica de cada gênero.]

Greuter, W. 1993. *Family names in current use for vascular plants, bryophytes, and fungi* (Regnum Vegetabile, vol. 126). Published for the International Association for Plant Taxonomy by Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany. [Uma lista dos nomes de famílias em uso nesse período, incluindo autores, referências bibliográficas e citações dos tipos.]

Greuter, W., R. K. Brummitt, E. Farr, N. Kilian, P. M. Koirk and P. C. Silva (eds.). 1993. *Names in current use for extant plant genera* (Regnum Vegetabile, vol. 129). Published for the International Association for Plant Taxonomy by Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany. [Uma listagem dos 28.041 nomes genéricos em uso naquele período para algas, musgos, hepáticas, plantas vasculares e fungos atuais; cada listagem inclui os nomes dos autores, citações bibliográficas, citações dos tipos, situação taxonômica e outras informações nomenclaturais.]

Hooker, J. D. and B. D. Jackson. 1893-1990. *Index kewensis plantarum phanerogamarum*. 2 vols., 19 suppl. Clarendon Press, Oxford, and Royal Botanic Gardens, Kew. [Uma listagem de todos os nomes validamente publicados de plantas vasculares nesse período, incluindo citações bibliográficas.]

Jeffrey, C. 1977. *Biological nomenclature*, 2nd ed. Crane, Russak & Co., New York. [As nuances dos diversos códigos nomenclaturais, apresentadas de um modo agradável e fácil de compreender; recomendado para interessados em aprender mais sobre os procedimentos nomenclaturais.]

Kartesz, J. T. 1994. *A synonymized checklist of the vascular flora of the United States, Canada, and Greenland*, 2nd ed. 2 vols. Timber Press, Portland, OR. [Uma listagem muito útil da flora vascular.]

Kartesz, J. T. and J. W. Thieret. 1991. Common names for vascular plants: Guidelines for use and application. *Sida* 14: 421-434. [Diretrizes para a elaboração de nomes comuns de plantas vasculares.]

Kron, K. A. and W. S. Judd. 1990. Phylogenetic relationships within the Rhodoreae (Ericaceae) with specific comments on the placement of *Ledum*. *Syst. Bot.* 15: 57-68.

Laurin, M. and P. D. Cantino. 2007. Second meeting of the International Society for Phylogenetic Nomenclature: A report. *Zoologica Scripta 36:* 109-117.

Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum.* 2 vols. Stockholm. [Uma listagem de todas as espécies de plantas conhecidas naquele período, de acordo com o sistema sexual de Linneu – isto é, arranjadas em classes de acordo com o número de estames. Breves descrições são fornecidas; trata-se também do primeiro uso consistente do sistema binomial e do ponto de partida para o princípio de prioridade em plantas vasculares.]

Mabberley, D. J. 1997. *The plant-book,* ed. 2. Cambridge University Press, Cambridge. [Uma listagem de todos os nomes familiares e genéricos aceitos, bem como dos nomes comuns utilizados em inglês; os verbetes para gêneros incluem autores, família, número aproximado de espécies e distribuição geográfica; plantas de importância econômica e seus produtos são brevemente discutidos.]

McNeill, J. and 11 others (eds.). 2006. *International code of botanical nomenclature (Vienna Code)* (Regnum Vegetabile, vol. 146). A. R. G. Gantner Verlag, Ruggell, Lichtenstein.

McVaugh, R., R. Ross and F. A. Stafleu. 1968. *An annotated glossary of botanical nomenclature* (Regnum Vegetabile, vol. 56). International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature of the International Association for Plant Taxonomy, Utrecht, Netherlands. [Definições claras de termos nomenclaturais.]

Nuttall, T. 1818. *Genera of North American plants,* vol. 1. Printed for the author by D. Heartt, Philadelphia.

Radcliffe-Smith, A. 1998. *Three-language list of botanical name componente.* Royal Botanic Gardens, Kew, UK. [Palavras de uso comum em botânica, em inglês, grego e latim, com sua origem.]

Stafleu, F. A. and R. S. Cowan. 1976-1988. *Taxonomic literature.* 7 vols. (Regnum Vegetabile, vols. 94, 98, 105, 110, 112, 115, 116). Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht, Netherlands. [Um guia indispensável para as publicações em botânica, sejam livros ou revistas, com datas, biografias e bibliografias dos autores, bem como indicações da possível localização dos tipos dos *taxa* descritos por eles.]

Stafleu, F. A. and E. A. Mennega. 1992-1995. *Taxonomic literature,* suppl. 1-3 (Regnum Vegetabile, vols. 125, 130, 132). Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany.

Stearn, W. T. 1992. *Botanical Latin,* 4th ed. Timber Press, Portland, OR. [Um livro de bolso sobre latim botânico, que resume gramática e sintaxe; contém um glossário ilustrado da metodologia descritiva e terminologia, tanto em inglês quanto em latim, junto com um extenso vocabulário.]

Stevens, P. F. 2002. Why do we name organisms? Some reminders from the past. *Taxon* 51: 11-26.

Stevens, P. F. 2006. L. A. S. Johnson Review No. 5. An end to ali things?—plants and their names. *Australian Syst. Bot.* 19: 1-19.

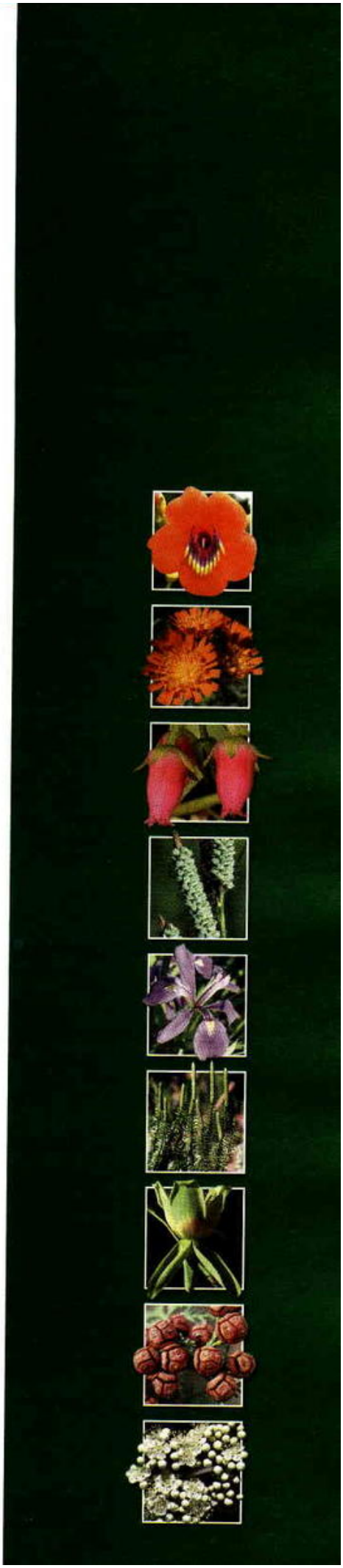
Sytsma, K. J. and J. C. Pires. 2001. Plant systematics in the next 50 years: Remapping the new frontier. *Taxon* 50: 713-732.

Weber, W. 1986. Pronunciation of scientific names. *Madrorio* 33: 234-235.

Willis, J. C. 1973. *A dictionary of the flowering plants and ferns,* 8th ed., revised by H. K. Airy Shaw. Cambridge University Press, London. [Uma listagem dos gêneros atuais de plantas vasculares aceitos nesse período, citando autores, família, número aproximado de espécies e distribuição geográfica; breves descrições familiares também são fornecidas.]

Winston, J. E. 1999. *Describing species: Practical taxonomic procedure for biologists.* Columbia University Press, New York. [Um manual prático para o processo de descrever espécies novas, incluindo nomenclatura e reconhecimento de espécies, conceito de espécie e subespécie, literatura taxonômica, descrições de espécies, utilização de coleções em museus, etimologia e construção de chaves.]

APÊNDICE 2
Preparo e Identificação de Espécimes



Uma coleção de plantas secas é denominada **herbário**. Tais coleções são essenciais para as pesquisas na área de sistemática. Os espécimes dos herbários formam a base para maioria da nossa compreensão dos padrões de variação das plantas na natureza. Estes espécimes documentam a variação morfológica de populações, espécies e *taxa* superiores, sua distribuição geográfica e suas características ecológicas, inclusive período de floração e frutificação. Além disso, pequenas porções dos espécimes podem ser removidas (com permissão) para estudar palinologia, ultra-estrutura, micromorfologia, anatomia e (se a preservação e quantidade do espécime permitir) seqüências de nucleotídeos.

Espécimes de plantas secas também servem como **materiais testemunho**, para documentar a ocorrência de uma espécie em uma determinada localidade (em um estudo ambiental ou florísticos, por exemplo) ou para documentar a identidade de uma planta utilizada em um experimento, ou da qual se extraiu DNA, ou um composto químico em particular, ou da qual se fez contagem cromossômica. Portanto, é importante detalhar os passos necessários para coletar, preservar e identificar as plantas.

Coletando plantas

O coletor deve registrar certos dados ainda no campo. Estes dados são (1) localidade: país ou estado, município ou outra unidade governamental, distância de estradas ou cidades e latitude/longitude; (2) data da coleta; (3) tipo de hábitat e espécies associadas; (4) elevação, especialmente se a região for montanhosa; (5) qualquer outra informação relativa à planta que não será evidente no espécime prensado e seco, tal como cor da flor, fragrância das flores e/ou das folhas, hábito, tamanho, presença ou ausência de látex, caracteres da casca, abundância no local e polinizadores. O nome do coletor, junto com o de eventuais acompanhantes,

devem ser incluídos nos dados de coleta. Esta informação pode ser anotada em caderno de campo (ou caderno de coleta), com um gravador (para controle pessoal) ou com o auxílio de um computador pessoal, de modo a transferir os dados rapidamente a uma etiqueta para o espécime.

As plantas coletadas deveriam ser representativas da variação observada na população. Podem ser necessários muitos espécimes para documentar apropriadamente a variação. Escolha plantas sadias e bem desenvolvidas; se possível, plantas inteiras, incluindo as partes subterrâneas, deveriam ser coletadas;* nunca colete apenas uma flor ou uma folha! Não colete espécimes desprovidos de flores e frutos, tais materiais podem ser de difícil identificação.

Ervas grandes, quando coletadas, às vezes precisam ser dobradas ou cortadas em partes. As partes podem ser preparadas em seqüência. Se a planta for grande demais, o coletor poderá decidir reter apenas algumas partes representativas (p. ex., partes da base, do meio e do ápice da planta). Nestes casos, devem-se tomar precauções para não perder informações importantes. Quando coletamos árvores ou arbustos, não é necessário preservar partes subterrâneas; o coletor apenas precisa cortar alguns ramos que documentem a variação observada em caracteres vegetativos e reprodutivos.

Alguns grupos de plantas requerem tratamento especial. Plantas suculentas ou frutos carnosos podem ser cortados longitudinalmente ou em secção transversal; a preservação deste tipo de material pode ser melhorada fixando previamente os espécimes em álcool etílico, água muito quente ou congelando-os. Plantas flutuantes ou submersas podem ser coletadas em um recipiente com água e transferidas para uma folha de papel antes de serem processadas. Flores estaminadas deverão ser coletadas tanto em espécies dióicas quanto monóicas (com flores unissexuais). No caso das espécies dióicas, plantas estaminadas e carpeladas terão números de coleta diferentes.

A cada planta coletada é designado um número de espécime, que permitirá que as informações sobre esse espécime em particular possam ser mantidas separadamente das informações de outras coletas. A maioria dos sistematas inicia suas coletas simplesmente a partir do número 1 e seguem numerando de forma continuada ao longo das suas carreiras. Outros sistemas de numeração são possíveis, tais como uma nova seqüência numérica a cada ano, ou por região geográfica – por exemplo, 07-1, 07-2 (para plantas coletadas em 2007) e E-1, E-2 (para plantas coletadas na Ilha Espanhola).

A maioria dos sistematas considera que alguns itens são de grande importância no trabalho de campo: caderno de campo, prensa de campo ou sacos plásticos, prensa para secagem, ferramentas para escavar, tesoura de poda, jornais, lupa de mão (10 X), canivete, lápis e mapas. Outras ferramentas úteis são vidros e líquidos fixadores, câmera fotográfica, estufa portátil de secagem, repelente de insetos, podão, altímetro, bússola, GPS, fita adesiva (para colocar números nos espécimes e fechar os sacos plásticos) e sílica-gel (para secar material para estudos de DNA). A Figura 1 detalha os passos na elaboração de espécimes de herbário.

FIGURA 1 Preparo e acondicionamento de espécimes de herbário. (A) Passos no preparo de um espécime de herbário. (1) No campo, localize uma planta sadia e bem desenvolvida; registre no caderno de campo a localidade geográfica, o hábitat e as plantas associadas. Colete partes da planta que serão úteis na identificação. (2) Dobre a planta de modo que caiba na prensa de campo; logo dobre o jornal acima da planta. (3) Aperte as correias da prensa de campo. (4) Coloque a prensa em uma estufa (se disponível). (5) Monte o espécime seco. (6) Identifique o espécime utilizando floras e monografias na biblioteca do herbário. (7) Para terminar, transfira os dados do caderno de campo para uma etiqueta preparada para o espécime. (B) Espécimes de herbário já acondicionados são guardados em armários especiais (esquerda), que podem integrar um sistema de acondicionamento maior (direita). (Fotos de W.S. Judd e R.E. Judd; as fotos de interiores foram obtidas no Herbário da Universidade da Flórida.)

Prensando e secando plantas

Uma vez que uma planta foi coletada e seus dados de campo registrados, o espécime precisa ser prensado e secado. É importante prensar a planta antes de ela murchar. Uma **prensa,** ou prensa de secagem, consiste em duas peças de madeira; duas correias ou cordas que são utilizadas para apertar a prensa; papel secante para absorver a umidade do espécime; e corrugados de alumínio ou de papelão que permitem que o ar passe através da prensa.

A planta é colocada em uma folha dobrada de jornal e arranjada de modo que as faces dorsal e ventral das folhas, flores e frutos estejam visíveis. A quantidade de material deverá ser suficiente para preencher a superfície do jornal; para plantas diminutas, podemos colocar muitos indivíduos na mesma folha, e plantas muito grandes deverão ser dobradas com cuidado ou cortadas em partes. O número do espécime é escrito na folha do jornal ou em uma fita aderida ao espécime. Este número permite referir o espécime aos dados do caderno de campo. Frutos grandes e duros deverão ser separados da planta e processados de modo apropriado, separadamente.

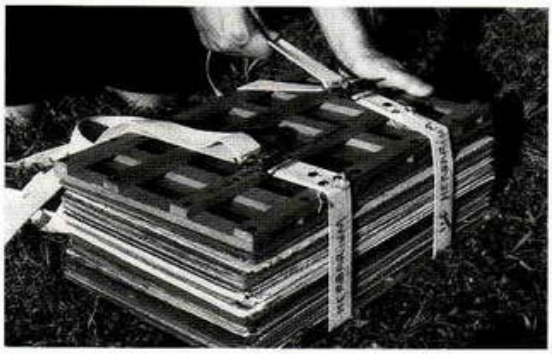
A prensa é estruturada assim: uma peça de madeira, corrugado, papel secante, jornal (com o espécime), papel secante, corrugado, papel secante, jornal (com outro espécime), papel secante, corrugado e assim por diante, até terminar com a segunda peça de madeira. A prensa é apertada com o auxílio das correias ou cordas. O papel secante acima de um espécime com frutos duros e de tamanho mediano pode ser substituído por um pedaço de espuma de enchimento. A espuma de enchimento distribui igualmente a pressão ao redor dos frutos, evitando que as folhas próximas dos frutos murchem. Se não houver espuma de enchimento, podem-se utilizar chumaços de papel suave ao redor dos frutos. Para algumas plantas muito rígidas, o melhor é abrir a prensa após um dia e rearranjar a planta, pois agora ela estará um pouco mais flácida e manejável. Pode não ser prático carregar grandes prensas de secagens para localidades remotas. Assim, os

* N. de T. Existe aqui uma questão de ética e bom senso. Para alguns grupos (p. ex., bambus) é necessário coletar as partes subterrâneas para uma correta identificação. Em outros grupos, é um desperdício de tempo e esforço, e podemos acabar ainda piorando a situação de plantas em perigo. Assim, por exemplo, na imensa maioria das orquídeas, basta a inflorescência inteira junto com algumas folhas (no caso das plantas terrestres) ou a inflorescência inteira junto com alguns (2-3) pseudobulbos. Estas partes são suficientes para uma correta identificação.

(A) (1)

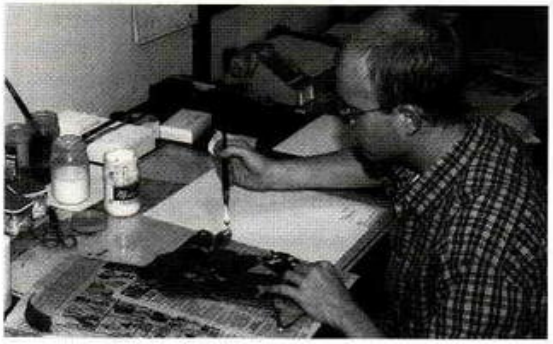
(2)

(3)



(4)

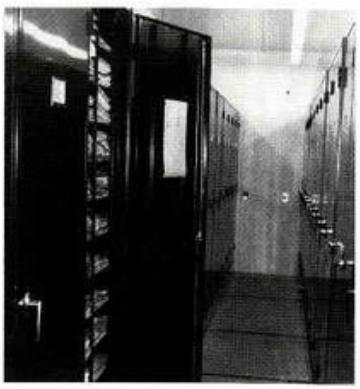
(5)

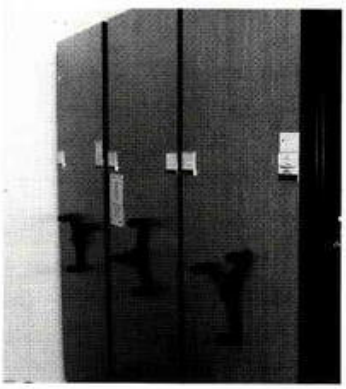


(6)

(7)

(B)





espécimes são carregados em **prensas de campo** (peças de madeira contendo vários corrugados, papelão e muito jornal), dentro de um recipiente cilíndrico de metal contendo jornal úmido ou dentro de sacos plásticos resistentes até poderem ser transferidos à uma prensa de secagem e devidamente processados.

Uma vez prensadas, as plantas poderão ser secas de diversas maneiras. As prensas podem ser colocadas ao sol ou no interior, em um local seco, e os papéis secantes deverão ser trocados todo dia, ou poderão ser amarradas no teto de um veículo em movimento. No entanto, é preferível utilizar uma fonte artificial de calor para secar as amostras. As **estufas** são estruturas em formato de caixa ou mesa que suspendem a prensa acima de uma fonte de calor, fornecida de várias maneiras possíveis (aquecedores a gás, lâmpadas incandescentes, aquecedores de ar, etc.). Calor demais (acima dos 45°C) pode descolorir as amostras e até causar fogo nas prensas e espécimes.

Prensa e estufas devem ser dispostas de modo a permitir o fluxo de ar quente através da prensa e a evaporação da umidade. Frutos ou cones grandes e rígidos devem ser removidos dos espécimes e secados separadamente. Para plantas suculentas ou delicadas, o melhor é fixá-las em álcool ou formalina e guardá-las em um recipiente plástico, antes da prensagem. Flores delicadas deveriam ser fixadas antes da prensagem e prensadas entre pedaços dobrados de papel manteiga ou papel toalha não-absorvente. Espécimes volumosos de caule suculento, espesso ou folhas coriáceas poderão ser comprimidos diretamente entre corrugados, para acelerar a secagem. Corrugados de alumínio secam estes materiais mais rapidamente do que corrugados de papelão e não se deterioram com o uso. No entanto, são mais caros e pesados.

Durante a secagem, a prensa deve ser examinada cuidadosamente e, se necessário, apertada. Também deverá ser virada se o calor for muito forte. A maioria das plantas seca entre 1 e 4 dias, e os espécimes secos ficam claramente rígidos.

Quando os espécimes estão secos, devem ser preservados dentro de folhas de jornal e protegidos de modo que não quebrem. Se a umidade ambiente for muito alta, os espécimes (após esfriamento) podem ser guardados em sacos plásticos fechados, nos quais podem ser adicionados grânulos de sílica-gel.

Se os implementos necessários para a secagem não estão momentaneamente disponíveis, os espécimes podem ser fixados temporariamente em álcool (ou outro fixador). Nesta metodologia, um grupo de espécimes é comprimido entre jornais e apertado. O conjunto é colocado dentro de um saco plástico resistente e dentro dele é adicionado cerca de um litro de álcool 60-70%, depois o saco é selado com fita. Os vapores do álcool dentro da sacola preservarão os espécimes por várias semanas e poderão assim ser prensados e secados mais tarde. Note, no entanto, que espécimes acondicionados desse modo não serão apropriados para análises químicas, nem para análises de DNA. Um saco fechado contendo plantas frescas também pode ser mantido na geladeira por até dois dias.

Montando e processando espécimes de herbário

Uma vez que as plantas foram coletadas, prensadas, secadas e identificadas, são retiradas das folhas de jornal e colocadas (com cola, fitas delgadas de fita adesiva apropriada ou costurando-as) em uma cartolina de tamanho padrão para herbários. Partes importantes que estejam soltas (flores, frutos, sementes, etc.) são inseridas dentro de pequenos envelopes que são colados também na cartolina. O número de coleta e outros dados pertinentes do espécime são transferidos a uma etiqueta datilografada ou gerada em computador (Figura 2). A etiqueta do espécime é colada na cartolina, geralmente no canto inferior direito. Uma vez que o espécime foi montado, o nome do herbário é carimbado na cartolina, documentando que a amostra pertence a tal instituição e, em geral, um número de tombo é designado para manter um registro acurado (ver Figura 1A, parte 7).

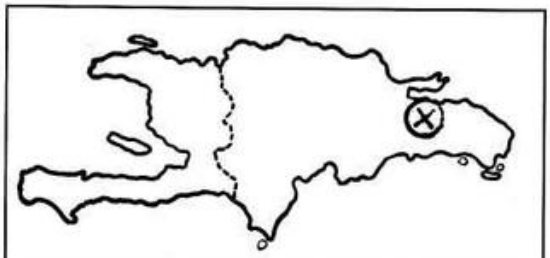
Dentro do herbário, os espécimes podem ser dispostos em ordem alfabética, por família, gênero, espécie ou de acordo com um sistema de classificação em particular, por exemplo, A. Engler, A. Cronquist, ou APG (ver Capítulo 3 e o CD). Os espécimes de herbário durarão indefinidamente, se tratados com cuidado. No entanto, eles são suscetíveis de ataque por insetos, fungos e fogo e deveriam ser acondicionados em armários especiais, em ambiente controlado (ver Figura 1B). (Informações úteis sobre manutenção e utilização de herbários podem ser encontradas em Fosberg e Sachet 1965, Bridson e Forman 1998 e Metsger e Byers 1999.)

Conservação e legislação

Muitas plantas que outrora foram comuns hoje são raras, devido principalmente à destruição do hábitat, ao excesso de coleta ou à competição com espécies introduzidas (plantas não-nativas introduzidas de outras regiões da Terra). Os coletores deveriam ter em conta o fator conservação. Plantas raras ou incomuns não deveriam ser coletadas; fotografar as plantas é uma boa alternativa em tais circunstâncias.

Muitas leis protegem as plantas nativas, e estas só deveriam ser coletadas de posse de autorização apropriada. Autorizações de coleta são necessárias para coletar em países, estados, municípios e parques nacionais. Quando efetuam-se coletas em outro país ou em parques nacionais, um conjunto completo de duplicatas dos espécimes coletados deveria ser entregue às autoridades pertinentes. Muitos estados têm ainda leis específicas de proteção às espécies. Nos Estados Unidos, uma ata (Endangered Species Act) protege as espécies ameaçadas em nível nacional. Espécies que aparecem em listas de espécies ameaçadas ou protegidas não devem ser coletadas sem a devida autorização. Além disso, nunca se deve coletar em terras privadas sem a autorização do dono.

A coleta em outros países em geral requer permissão especial outorgada pelo governo. Pesquisadores locais deveriam ser contatados sempre que possível. O intercâmbio de plan-



JARDIN BOTANICO NACIONAL "DR. RAFAEL M. MOSCOSO"
SANTO DOMINGO, REPUBLICA DOMINICANA

44523 Melastomataceae

Miconia racemosa(Aubl.)DC

Arbusto 1.5m. de alto; fr. verde, pero púrpura al madurar; margen del bosque.

República Dominicana: Cordillera Oriental (cima), Prov. El Seibo: 16.5km. al Sur de Miches, en la carretera a El Seibo y Pedro Sánchez; bosque nublado, alterado por fuego en los últimos 10 años, Clusia rosea, Alchornea latifolia, Inga fagifolia, Ormosia krugii, Buchenavia capitata, Sloanea berteriana, Miconia spp, con manantial. 18°55'N 69°09'Oeste, elev 540-560m.
27 jun. 1990
T. Zanoni, F. Jiménez

FLORA OF EGLIN AIR FORCE BASE
PLANTS OF FLORIDA

Aristida condensata Chapm.
<Poaceae>

WALTON COUNTY: T2N, R20W, S29 Eglin Air Force Base. Mossy Head 7.5' Quad. North of Range C-62 and W. and E. of Little Alaqua Creek. From intersection of RR 381 and RR 385, ca. 0.3 mile W. of RR 385. *Pinus palustris* dominated sandhill community with thick understory of *Quercus laevis*. Dominant herbaceous plants include *Andropogon ternarius* and *Schizachyrium scoparium*. Tall, robust, herb. Leaves and inflorescences are tinged with dark purple. Abundant.

coll. Brenda Herring # 1289 Oct. 7, 1997
with Jeff McAdoo, Nancy Gobris, and Jim Sheehan
det. B.J.H.
Gift to FLAS from the Nature Conservance / Brenda Herring, 23 Nov. 1998

Herbarium of the University of Florida
Gainesville, Florida U.S.A.
PLANTS OF DOMINICAN REPUBLIC

Miconia samanensis Urban

DISTRITO NACIONAL: Cordillera Central; Loma Mariana Chica, ca. 6 km west of Villa Altagracia. 150-775 m elev. Disturbed moist montane forest at peak (and ridge) of mountain, lower elevations with very patchy and disturbed moist forest. Branches rigidly ascending; new growth bright red. Shrub to 4 m tall; occasional locally (but occurring just on peak and ridge, ca. 750-775 m); petals pale pink, reflexed; stamens white, actinomorphic; style white; fruits purple, turning sky blue at maturity. Leaves with major veins impressed.

coll. Walter S. Judd # 6505 13 May 1992
with James D. Skean, Jr.
det. W. S. Judd
Voucher-*Miconia* sect. *Chaenopleura* study.

Herbarium of the University of Florida
Gainesville, Florida, U.S.A.
PLANTS OF: FLORIDA COUNTY: ALACHUA
FLORA OF PAYNES PRAIRIE STATE PRESERVE

Passiflora incarnata L.

S. of Gainesville, T10S, R20E, sec 25, SW ¼. S. side of High Dike, ca. ½ mi W. of pump station on Camp's Canal. Vine, common. Sepals green. Corolla white, outer corona white and violet striped in concentric circles, inner corona violet.
10 May 1981

coll. Janet C. Easterday # 460

FIGURA 2 Exemplos de etiquetas de herbário.

tas em nível internacional é parcialmente coberto por legislação relacionada com conservação. Um tratado internacional (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES) regula o envio de muitos grupos de plantas, incluindo Orchidaceae, Cactaceae, Cycadaceae, Cyatheaceae, Nepenthaceae, Sarraceniaceae e Zamiaceae. Nenhuma planta listada pela CITES deveria ser coletada sem a autorização apropriada.

Identificação das plantas

As plantas podem ser identificadas após terem sido coletadas, prensadas e secadas, mas pode ser mais fácil identificá-las por meio de material fresco ou fixado. Material seco poderá ser mais facilmente identificado se o fervemos em água contendo material umidificante (p. ex., o aerosol OT, dioctil sulfosuccinato de sódio) ou detergente. Antes de identificar uma planta, é preciso observar cuidadosamente alguns caracteres. Uma lupa de mão (10 X ou maior) e uma boa lupa binocular auxiliarão no processo, especialmente na hora de observar atributos florais e tipos de indumento. A dissecção é mais fácil utilizando agulhas histológicas, pinças de ponta fina e giletes. Uma régua milimetrada é essencial para as medições. As observações fundamentais envolvem (1) hábito; (2) disposição das folhas, bem como a sua forma, detalhes da base, ápice, margem e venação; (3) tipos de pêlos; (4) caracteres florais; (5) placentação e número de óvulos; e (6) tipo de fruto.

Chaves

Os sistematas têm várias ferramentas à disposição, sendo que as chaves dicotômicas são as mais importantes. Uma **chave dicotômica** apresenta ao usuário uma série de escolhas entre

duas afirmações paralelas e mutuamente excludentes (entradas de um **dilema**). Se o usuário faz as escolhas certas, será conduzido ao nome correto do táxon. A primeira chave dicotômica para plantas foi publicada em 1778 pelo botânico francês Jean-Baptiste de Lamarck e, desde então, as chaves dicotômicas tornaram-se amplamente utilizadas (Voss 1952). Chaves dicotômicas sempre apresentam estrutura em diagrama de fluxo e podem ser escritas de duas maneiras: podem ser **indentadas** ou **pareadas** (Figura 3). As chaves do tipo pareado são utilizadas ao longo deste livro.

Na utilização de chaves dicotômicas, sempre leia ambas as alternativas, não deixe de verificar medidas e tente elucidar qualquer termo que você não entenda. Se necessário, utilize lupa de mão ou lupa binocular para checar os caracteres. Lembre que seres vivos são variáveis, assim tente observar muitas folhas, flores e frutos.

Na construção de uma chave, lembre que os caracteres precisam ser definidos de modo preciso, e medidas deveriam ser utilizadas sempre que possível (não utilize termos como *grande* ou *pequeno*). Caracteres constantes dentro de um táxon são preferíveis a caracteres variáveis, e atributos observáveis ao longo do ano todo são preferíveis àqueles que são efêmeros ou de difícil observação.

Os dilemas deveriam começar com um substantivo acompanhado de adjetivos, e ambos deveriam iniciar com as mesmas palavras (ver Figura 3). Os dilemas deveriam ser apresentados em paralelo; por exemplo, se o formato da folha aparece no primeiro, uma condição contrastante deve ser apresentada no segundo. Não utilize afirmações negativas; ao invés disso, sempre que possível utilize afirmações positivas (p. ex., "ápice foliar agudo" *versus* "ápice foliar acuminado" é melhor do que contrastado com "ápice foliar não-agudo").

Todas as partes de uma chave deveriam ser construídas de maneira dicotômica. As chaves são mais eficientes quando dividem os *taxa* em grupos de tamanho semelhante. Usuários provavelmente cometerão menos erros se cada dilema inclui dois ou mais caracteres, mas dilemas muito longos podem levar a mais erros.

Um segundo tipo de chave é a **chave de acesso múltiplo.** Este tipo de chave é construído através de cartões furados, sendo que cada cartão representa um táxon e cada furo na margem do cartão representa um caráter em particular. Se um táxon apresenta um determinado caráter, é feito um entalhe no furo correspondente. Os *taxa* (cartões) são empilhados ao longo de uma agulha longa. Por exemplo, se procuramos o caráter "folhas alternas", todos os cartões com este caráter tiveram o furo correspondente entalhado e caem do resto da pilha. Os caracteres são aplicados sucessivamente em uma ordem determinada até restar apenas um cartão. Alternativamente, cada cartão poderá representar um único caráter, e os furos, diferentes *taxa*. Cada táxon apresentando este caráter terá o furo correspondente entalhado. Os usuários desse sistema apenas selecionam caracteres evidentes nos seus espécimes, os empilham e os colocam contra a luz. Quando apenas um furo aparece através da agulha, esse cartão representa a identidade da planta desconhecida.

Ambos os tipos de sistemas de cartões separam os *taxa* passo a passo, como o faria uma chave dicotômica. No entanto, qualquer seleção de caracteres pode ser utilizada, e em qualquer ordem, sendo por tal razão que este tipo de chave é denominado *acesso múltiplo*. Isso é muito vantajoso quando o material a ser identificado está incompleto. Mesmo se a informação não for suficiente para identificar um táxon, o usuário poderá obter uma curta lista de possíveis identidades para a planta desconhecida. Assim, chaves de acesso múltiplo podem ser utilizadas como chaves parciais.

FIGURA 3 Um diagrama de fluxo, uma chave pareada e uma chave indentada para cinco plantas imaginárias. ▶

As chaves de acesso múltiplo também podem ser expressas de forma escrita. Cada caráter é listado, seguido de uma lista de todos os *taxa* (geralmente representados por um número) que o apresentam (Figura 4). Durante a utilização desse tipo de chave, efetuamos uma intersecção dos conjuntos de *taxa* que apresentam determinados caracteres. Note que uma chave de acesso múltiplo necessariamente contém muito mais informação que uma chave dicotômica tradicional. De fato, contém informação suficiente para construir muitas chaves dicotômicas diferentes, daí o nome *chave de acesso múltiplo*.

Com um *software* apropriado, é relativamente fácil transformar chaves de acesso múltiplo em formatos interativos. Programas de computador para identificação taxonômica tais como DELTA (Descriptive Language for Taxonomy) ou LUCID (Askelvod e O'Brien 1994; Dallwitz 1993,2000; Dallwitz et al. 2002; Pankhurst 1978, 1991; Watson e Dallwitz 1991,1993) poderão tornar-se mais importantes no futuro (Edwards e Morse 1995).

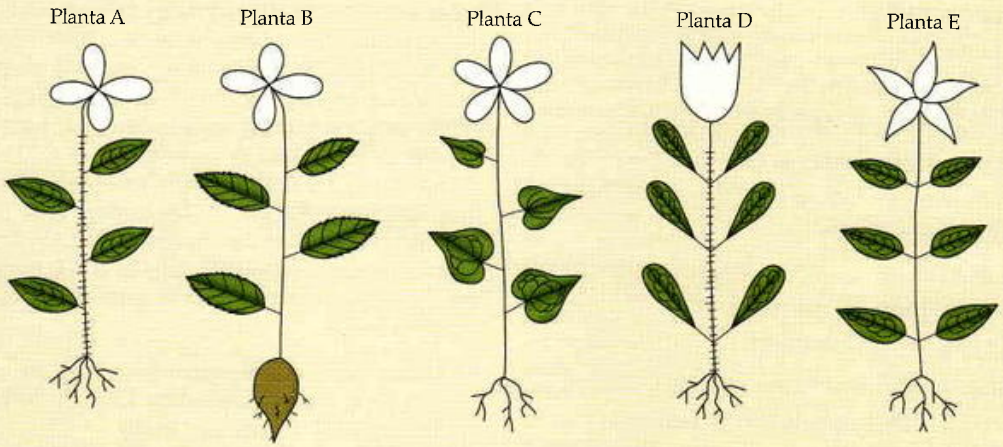
Floras e Monografias

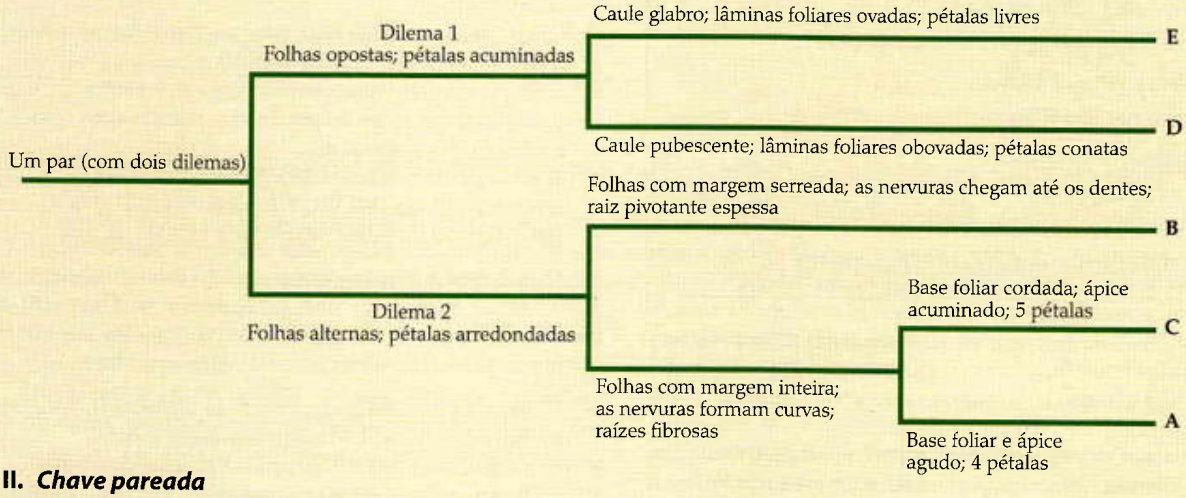
Nos livros, as chaves geralmente são apresentadas junto com as descrições das plantas, as ilustrações, os mapas de distribuição e outras informações biológicas importantes. É importante ler a descrição correta uma vez que um espécime passou por uma chave. Se o espécime tiver sido corretamente identificado, a descrição deverá conferir com o indivíduo em questão. A ordem das informações nas descrições das plantas tem sido assim padronizada:

1. Hábito (a planta como um todo)
2. Partes subterrâneas (raízes, tubérculos, bulbos, etc.)
3. Gemas vegetativas
4. Caule
5. Folhas (incluindo arranjo, estrutura, pecíolo, forma da lâmina, margem da lâmina, ápice da lâmina e venação) e estípulas
6. Inflorescências
7. Flor (incluindo simetria, condição sexual, cálice, corola, androceu, gineceu, placentação, óvulos e nectários)
8. Fruto (incluindo deiscência e caracteres da casca)
9. Semente (incluindo testa, embrião e endosperma)
10. Plântula
11. Número cromossômico

Um bom método para qualquer um dos itens acima listados é o seguinte: número e diferenciação, posição relativa em relação a outros órgãos, adesão, formato, tamanho, cor, textura da superfície, indumento ou descrição detalhada dos pêlos e anatomia (ver Leenhouts 1968).

I.





II. *Chave pareada*

1. Folhas opostas; pétalas acuminadas 2
1. Folhas alternas; pétalas arredondadas 3
2. Caule glabro; lâminas foliares ovadas; pétalas livres ..... Planta E
2. Caule pubescente; lâminas foliares obovadas; pétalas conatas ..... Planta D
3. Plantas com raiz pivotante espessa; folhas com margem serreada, com nervuras secundáriasque entram nos dentes ..... Planta B
3. Plantas com raízes finas e fibrosas; folhas com margem inteira e nervuras secundárias formandouma série de curvas 4
4. Base foliar cordada; ápice foliar acuminado; 5 pétalas ..... Planta C
4. Base foliar aguda, ápice foliar agudo; 4 pétalas ..... Planta A

III. *Chave indentada*

1. Folhas opostas; pétalas acuminadas.
    2. Caule glabro; lâminas foliares ovadas; pétalas livres ..... Planta E
    2. Caule pubescente; laminas foliares obovadas; pétalas conatas ..... Planta D
1. Folhas alternas; pétalas arredondadas.
    3. Plantas com raiz pivotante espessa; folhas com margem serreada, com nervurassecundárias que entram nos dentes ..... Planta B
    3. Plantas com raízes finas e fibrosas; folhas com margem inteira e nervuras secundáriasformando uma série de curvas.
        4. Base foliar cordada; ápice foliar acuminado; 5 pétalas ..... Planta C
        4. Base foliar aguda, ápice foliar agudo; 4 pétalas ..... Planta A

1. Folhas alternas (ABC)
1. Folhas opostas (DE)
2. Lâmina foliar ovada (ABCE)
2. Lâmina foliar obovada (D)
3. Folhas com margem serreada (B)
3. Folhas com margem inteira (ACDE)
4. Caule pubescente (AD)
4. Caule glabro (BCE)
5. Raiz pivotante presente e espessa (B)
5. Raiz pivotante ausente (ACDE)
6. Nervuras secundárias formando curvas (ACDE)
6. Nervuras secundárias entrando nos dentes da margem foliar (B)
7. Base foliar cordada (C)
7. Base foliar aguda ou cuneada (ABDE)
8. Quatro pétalas (ABD)
8. Cinco pétalas (CE)
9. Pétalas livres (ABCE)
9. Pétalas conatas (D)
10. Pétalas acuminadas (DE)
10. Pétalas arredondadas no ápice (ABC)

FIGURA 4 Exemplo de uma chave de acesso múltiplo para as plantas imaginárias da Figura 3.

Ilustrações, obviamente, também são úteis para identificação das plantas. Os métodos de ilustração botânica têm sido descritos em muitos livros (p. ex., Zweifel 1961; West 1983; Holmgren e Angell 1986; Zomlefer 1994). A distribuição das plantas é indicada em mapas por meio de sombreamento ou colocação de pontos nas regiões geográficas apropriadas, de modo a tornar evidente a distribuição do táxon com um simples olhar (ver Figuras 4.44 e 6.27).

Uma **flora** consiste na descrição das plantas que ocorrem em uma determinada localidade, incluindo chaves, descrições e ilustrações. Floras podem ser locais ou restritas a regiões relativamente pequenas (p. ex., Proctor 1984) ou continentais (p. ex., A Flora of North America Editorial Committee, 1993-2007). Uma seleção de importantes floras norte-americanas pode ser encontrada no final deste apêndice.

Uma **monografia**, em contraste, consiste em um tratado sistemático mais abrangente sobre um determinado táxon e também inclui chaves, descrições e ilustrações. Uma **revisão taxonômica** é similar a uma monografia, porém é menos abrangente. Revisões e monografias geralmente são publicadas em revistas, como as listadas na Tabela 1. Chaves, descrições e ilustrações hoje estão disponíveis em numerosos *sites* na Internet.

A sistemática vegetal na internet

A Internet é uma ferramenta de importância crescente na sistemática vegetal. Hoje fornece abundantes informações sobre plantas, acesso a floras e *checklists*, imagens de plantas, tratamentos detalhados para alguns grupos taxonômicos, seqüências de DNA, outras bases de dados, bem como novas oportunidades de estudo e emprego na área. Podemos obter a mesma informação em mais de um lugar. Esta seção lista alguns endereços úteis para a sistemática vegetal e que poderão servir como ponto de partida.

No início, tente o Internet Directory for Botany, ou IDB (http://botany.net/IDB). O IDB contém uma grande quantidade de *links* para *sites* de botânica, listados alfabeticamente. A Internet também contém algumas ferramentas de busca que ajudarão a procurar *sites* de interesse. Alguns destes são citados a seguir:

- Uma base de dados sobre números cromossômicos mantida pelo Missouri Botanical Garden (http://mobot.mobot.org/W3T/Search/ipcn.html)
- Um glossário botânico *online* (http://www.anbg.gov.au/glossary.html)
- Uma base de dados para plantas aquáticas e invasoras (http://plants.ifas.ufl.edu/APIRS/)
- O International Plant Names Index (www.ipni.org), uma base de dados sobre os nomes das plantas com sementes e bibliografia associadas.
- A base de dados do Missouri Botanical Garden (http://www.mobot.org/MOBOT/Research/alldb.shtml), com floras e parte de floras de diversas regiões da Terra.

O IDB leva a muitos *sites* contendo listas florísticas, *checklists*, floras e bases de dados taxonômicos. Uma amostra destes *sites*, um por continente, serve para exemplificar a abrangência dos trabalhos sistemáticos disponíveis:

- Conspecto da flora vascular de Madagascar (http://www.mobot,org/MOBOT/Madagasc/welcome.html)
- Flora da China (http://flora.huh.harvard.edu/china/)
- Flora Australiana e Estatísticas sobre a Vegetação (http://www.anbg.gov.au/flora/index.html) no *site* do Australian National Botanic Gardens
- Atlas Florae Europae (http://www.fmnh.helsinki.fi/english/botany/afe/)
- Flora of North America (http://hua.huh.harvard.edu/FNA)
- Andean Botanical Information System (http://www.sacha.org/)

Grandes herbários e jardins botânicos se empenham muito em ter *sites* na Internet, incluindo a descrição, a história e a natureza de cada instituição, bem como detalhes das pesquisas em andamento, oportunidades de ensino (cursos, pós-graduação) e de emprego, lista de eventos, ferramentas de busca nas bases de dados de coleções internas (imagens, etc.), bem como *links* para outros *sites*. Segue uma lista de endereços na Internet de muitos dos maiores jardins botânicos e herbários (outros *sites* relevantes aparecem ao longo deste apêndice):

- Australian National Botanic Gardens, Camberra (http://www.anbg.gov.au/anbg/index.html)
- Fairchild Tropical Botanic Gardens, Coral Gables, Florida (www.fairchildgarden.org)
- Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Brasil (http://www.jbrj.gov.br/)
- Missouri Botanical Garden, St. Louis, Estados Unidos (http://www.mobot.org/)

TABELA 1 Algumas revistas importantes no âmbito da botânica sistemática

Acta Botanica Mexicana
Aliso
American Fern Journal
American Journal of Botany
Annals of the Missouri Botanical Garden
Australian Journal of Botany
Australian Systematic Botany
Austrobaileya
Blumea
Botanical Review
Botanische Jahrbücher
Bothalia
Brittonia
Bulletin of the Torrey Botanical Club
Canadian Journal of Botany
Castanea
Cladistics
Contributions from the U.S. National Herbarium
Darwiniana
Edinburgh Journal of Botany (= Notes from the Royal Botany Garden, Edinburgh)
Field Museum of Natural History, Botanical Series
Harvard Papers in Botany (continuação do Journal of the Arnold Arboretum)
International Journal of Plant Science (= Botanical Gazette)
Journal of Plant Research (= Botanical Magazine, Tokyo)
Journal of the Linnaean Society - Botany
Kew Bulletin
Madroño
New Zealand Journal of Botany
Nordic Journal of Botany
Novon
Phytologia
Plant Systematics and Evolution
Rhodora
Sida
South African Journal of Botany
Systematic Biology
Systematic Botany
Taxon

- Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (http://www.mnhn.fr/pha/Collect.html)
- New York Botanical Gardens (http://www.nybg.org/)
- Royal Botanic Gardens, Kew, Reino Unido (http://www.rbgkew.org.uk). O *link* http://www.kew.org/data/index.html também é muito útil
- Royal Botanic Gardens, Sydney, Austrália (http://www.rbgsyd.nsw.gov.au/)
- Department of Systematic Biology (Botany), Nacional Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC (http://www.nmnh.si.edu/botany/)

Sites representando floras, como o supracitado para a Flora of North America (FNA), apresentam abundantes informações sobre a história, a finalidade e o escopo dos respectivos projetos florísticos, bem como detalhes das plantas de cada flora. O *site* da FNA lista os volumes publicados até hoje. É possível fazer uma busca nas famílias já descritas e ter acesso a descrições de famílias e gêneros, bem como a chaves para os gêneros das famílias já completadas. O *site* também lista as famílias que serão tratadas nos 26 volumes em preparação.

Ao redor do mundo, existem centenas de projetos florísticos regionais, e alguns deles apresentam *sites* com abundante documentação. O *site* do Oregon Flora Project (http://oregonflora.org/), por exemplo, apresenta um *checklist* das plantas regionais e uma base de dados para elas. Atualmente, a parte correspondente a Asteraceae já está disponível. Este projeto também desenvolve um Atlas para as Plantas de Oregon, com mapas de distribuição para cada espécie. Estes mapas poderão ser combinados com outros para evidenciar tipos de solo, ecorregiões, tipos de vegetação e pluviosidade média anual. Outro *site* muito útil é o Atlas of Florida Vascular Plants (http://www.plantatlas.usf.edu/about.asp). Ele apresenta dados nomenclaturais e dados de distribuição das plantas nativas da Flórida.

Há também *sites* que são úteis para os botânicos profissionais, tais como o American Society of Plant Taxonomists (ASPT; http://www.aspt.net/), a Botanical Society of America (BSA; http://www.botany.org/), a International Association for Plant Taxonomy (IAPT; http://www.botanik.univie.ac.at/iapt/), a Society of Systematic Biologists (SBB; http://systbiol.org) e a Willi Hennig Society (http://www.cladistics.org/). O *site* da BSA tem uma página com *links* para outros *sites* de interesse (http://www.botany.org) incluindo as seguintes categorias: "principais *links* em Botânica e recursos na Internet"; "*sites* para procurar trabalho e carreira"; "como encontrar universidades"; "pessoas e grupos de discussão na Internet"; "agências de financiamento e bolsas de pós-graduação"; "revistas e jornais *online*"; e "guia de recursos na Internet".

A melhor base de dados para seqüências de DNA é o GenBank (http://www/ncbi.nlm.nih.gov), sustentado pelo National Institutes of Health, como parte do National Center for Biotechnology Information (NCBI). No momento em que estas linhas foram escritas, este *site* continha bases de dados de aproximadamente 13 bilhões de bases de nucleotídeos de cerca de 100.000 espécies. O número de espécies se duplica a cada 14 meses. O GenBank intercambia diariamente dados de seqüências de DNA com outras duas grandes bases de dados: a do European Molecular Biology Laboratory (EMBL) e o DNA Data Bank, do Japão (DDBJ). Pode-se acessar a informação sobre seqüências com a ferramenta "Entrez", um sistema de busca que integra as bases de dados do NCBI.

Rotineiramente, as revistas pedem que, antes da publicação de um artigo, os autores submetam no GenBank quaisquer seqüências de DNA (ou seqüências de aminoácidos) que apareçam no artigo. Uma seqüência única de números é designada para cada seqüência submetida e esta deve ser mencionada em quaisquer artigos que utilizem tal seqüência. Os sistematas vegetais rotineiramente acessam o GenBank para saber que genes e de quais *taxa* já foram seqüenciados. Isto também permite acrescer os dados já publicados em matrizes de dados maiores. Estudantes são encorajados a compilar dados de seqüências de DNA para o grupo de plantas que eles possam utilizar para explorar as relações filogenéticas do grupo. Se os resultados conferem parcial ou totalmente com os dados já publicados, podem ser feitas comparações.

Alguns *sites* da Internet se focalizam em filogenia. Por exemplo, o Tree of Life Web Project (http://tolweb.org/tree/phylonegy.html) é uma coleção de cerca de 2.000 páginas de Internet contendo informação sobre os diversos grupos de seres vivos. Estas páginas são escritas por autores do mundo inteiro. Cada página contém informação sobre um grupo taxonômico, e todas as páginas estão ligadas entre si na forma de uma árvore evolutiva dos seres vivos. As páginas se ramificam a partir da base de um grupo, dando assim informações sobre os subgrupos. Tree-BASE (http://www.treebase.org/treebase/index.html) é uma base de dados que estoca as informações filogenéticas que aparecem em artigos publicados e as matrizes de dados utilizadas para gerar as árvores.

Tratamentos sistemáticos detalhados de alguns dos grupos tratados neste livro podem ser encontrados na Internet. *Sites* focalizados em um grupo taxonômico em particular podem conter discussões de trabalhos sobre este grupo, uma lista de colaboradores, acesso a bases de dados e listas de publicações. Eis alguns exemplos:

1. Phylogeny, Character Evolution, and Diversification of Extant Ferns (http://www.fieldmuseum.org/research_collections/botany_sites/ferms/index.html) (Filogenia, Evolução de Caracteres e Diversificação de Samambaias Atuais)
2. The Parasitic Plant Connection (http://www.parasitic-plants.siu.edu/) (Um site sobre grupos de plantas parasitas)
3. Neotropical Blueberries (http://www.nybg.org/bsci/res/lut2/), com informações sobre Ericaceae
4. Systematics of Onagraceae (http://botany.si.edu/onagraceae/)

Muitos *sites* contêm imagens que podem ser úteis para aqueles que estão aprendendo a identificar famílias, gêneros e espécies de plantas. Texas A&M University Bionfirmatics Working Group of Vascular Plant Image Gallery (http://www.csdl.tamu.edu/FLORA/gallery.htm), por exemplo, contém uma vasta coleção de imagens de angiospermas. O Plant Systematics Website, baseado na Universidade de Cornell (http://www.plantsystematics.org/), contém mais de 20.000 imagens, principalmente de plantas vasculares (que podem ser acessadas por imagem ou por uma lista), bem como chaves, cladogramas, referências bibliográficas e *softwares*. A University of Wisconsin Virtual Foliage Home Page (http://botit.botany.wisc.edu/) contém imagens macroscópicas de angiospermas, gimnospermas, samambaias e também fotos de microscopia. A Plant Systematics Teaching Collection contém neste *site* mais de 4.000 imagens de plantas vasculares arranjadas taxonomicamente. É utilizado como referência, de modo semelhante a um herbário, e representa uma parte de uma coleção maior disponível em CD-ROM. O Land Plants Online (http://www.science/siu.edu/landplants/index.html) é mantido pela Universidade de Southern Illinois, em Carbondale, e apresenta numerosas imagens de ciclos de vida e cladogramas de plantas verdes organizados por clados principais. Muitos dos *sites* e das páginas sobre floras apresentam fotos de plantas destas regiões. Há muitas imagens disponíveis na base de dados W_3TROPICOS, do Missouri Botanical Garden (http:/mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html).

O *site* do Herbário do Florida Museum of Natural History (http://www.flmnh.ufl.edu/herbarium/) contém documentos adicionais de utilidade (p. ex., diretrizes para o preparo de espécimes vegetais, para o depósito de materiais testemunhos, para a anotação de informações de espécimes de herbário e para a utilização de herbários e espécimes de herbários), bem como um *software* (Plabel) para a geração de etiquetas de herbário.

A Internet excede este livro em muitos aspectos, pois fornece aos estudantes acesso a bases de dados, floras, milhares de imagens de plantas, informações sobre jardins botânicos, herbários e oportunidades de emprego. O Families of Flowering Plants Home Page (http://www.Biologie.uni-hamburg.de/b-online/delta/angio/) inclui descrições e ilustrações representativas de todas as famílias de angiospermas. O Angiosperm Phylogeny Website (http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html) também contém informações sobre ordens e famílias de plantas e é freqüentemente atualizado. A classificação atual de ordens e famílias neste *site* é uma atualização do sistema de classificação do Angiosperm Phylogeny Group (ver Capítulo 9). Esses *sites* são particularmente importantes para complementar as informações contidas neste livro.

Herbários, jardins botânicos e especialistas

A compreensão da flora da América do Norte ainda não é completa, e regiões tropicais apresentam floras ainda muito mais incompletas. Além disso, mais de 95% dos gêneros de plantas ainda não receberam tratamento monográfico. Nosso conhecimento da flora mundial não tem avançado como muitos acreditam. Assim, os herbários, além das funções antes citadas, cumprem também uma importante função de identificação.

Um herbário é essencialmente uma "biblioteca" de espécimes secos e prensados. Um espécime desconhecido pode ser comparado com espécimes de herbário já identificados e assim ser identificado. Este processo pode ser lento, mas em muitos casos é a única forma em que um determinado espécime pode ser identificado. Muitos herbários oferecem serviços de identificação e informações sobre plantas. Portanto, um herbário é um recurso essencial para qualquer programa taxonômico, seja de serviço público, pesquisa ou ensino. Os principais herbários do mundo estão listados na Tabela 2.

Jardins botânicos também são úteis para a identificação de plantas, com a vantagem de que também preservam plantas vivas. Finalmente, coletas de identificação problemática podem ser enviadas a sistematas que são especialistas em um determinado grupo (família, gênero) ou na flora de uma determinada região. (Listas de taxonomistas podem ser encontradas em Kiger et al. 1981 e Holmgren e Holmgren 1992.) Infelizmente, muitos gêneros e famílias têm sido estudados por poucos (ou nenhum) especialistas.

TABELA 2 Herbários com 3 milhões de espécimes ou mais

Herbário	Localidade	Número de espécimes
Muséum National d'Histoire Naturelle	Paris, França	9.500.000
Royal Botanic Gardens	Kew, Reino Unido	7.000.000
New York Botanical Garden	Nova York, Estados Unidos	7.000.000
Conservatoire et Jardin Botaniques	Genebra, Suíça	6.000.000
Komarov Botanical Institute	São Petersburgo, Rússia	5.770.000
Swedish Museum of Natural History	Estocolmo, Suécia	5.600.000
Herbarium, Missouri Botanical Garden	St. Louis, Missouri, Estados Unidos	5.400.000
Natural History Museum	Londres, Reino Unido	5.200.000
Harvard University	Cambridge, Massachussets, Estados Unidos	5.005.000
Naturhistorisches Museum	Viena, Áustria	5.000.000
Smithsonian Institution	Washington, DC, Estados Unidos	4.368.000
Rijksherbarium	Leiden, Holanda	4.100.000
Institute de Botanique	Montpellier, França	4.000.000
Université de Lyon	Villeurbane, França	4.000.000
Universitatis Florentinae	Museu Botânico Firenze, Itália	3.650.000
Friedrich-Schiller-Universität	Jena, Alemanha	3.000.000

Fonte: Baseada em dados de Holmgren et al. 1990, atualizada com dados da versão *online* mantida em http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp e nos *sites* das instituições.

BIBLIOGRAFIA CITADA E LEITURAS RECOMENDADAS

Principais Floras da América do Norte (e outras referências importantes utilizadas na identificação de plantas)

Abrams, L. 1923-1960. *Illustrated flora of the Pacific states: Washington, Oregon and California.* 4 vols. Stanford University Press, Stanford, CA. [Vol. 4 escrito por Abrams e R.S. Ferris.]

Acevedo-Rodríguez, P. 1996. *Flora of St. John.* New York Botanical Garden, Bronx.

Acevedo-Rodríguez, P. 2005. Vines and climbing plants of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Contr. U.S. Natl. Herbarium* 51: 1-483.

Acevedo-Rodríguez, P. 2005. Monocotyledons and gymnosperms of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Contr. U.S. Natl. Herbarium 52:* 1-415.

Adams, C. D. 1972. *Flowering plants of Jamaica.* University of the West Indies, Mona, Jamaica.

Allen, P. H. 1956. *The rain forests of Golfo Dulce.* Stanford University Press, Stanford, CA.

Bailey, L. H. 1949. *Manual of cultivated plants,* rev. ed. Macmillan, New York.

Batson, W. T. 1984. *A guide to the genera of the plants of eastern North America,* 3rd ed. University of South Carolina Press, Columbia.

Bisse, J. 1981. *Arboles de Cuba.* Ministério de Cultura, Editorial Científico-Técnica, Havana, Cuba.

Calder, J. A. and R. L. Taylor. 1968. *Flora of the Queen Charlotte Islands. 2* vols. (Canada Department of Agriculture, Research Branch, Monograph No. 4). Queen's Printer, Ottawa, Ontario.

Carter, J. L. 1997. *Trees and shrubs of New Mexico.* Johnson Books, Boulder, CO.

Clewell, A. F. 1985. *Guide to the vascular plants of the Florida Panhandle.* University Presses of Florida, Tallahassee.

Correll, D. S. and H. B. Correu. 1972. *Aquatic and wetland plants of southwestern United States.* U.S. Environmental Protection Agency, Washington, DC.

Correll, D. S. and H. B. Correll. 1982. *Flora of the Bahama Archipelago.* J. Cramer, Vaduz.

Correll, D. S and M. C. Johnston. 1970. *Manual of the vascular plants of Texas.* Texas Research Foundation, Renner, TX.

Croat, T. B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island.* Stanford University Press, Stanford, CA.

Cronquist, A. 1980. *Vascular flora of the southeastern United States.* Vol. 1, *Asteraceae.* University of North Carolina Press, Chapel Hill.

Cronquist, A., A. H. Holmgren, N. H. Holmgren, J. L. Reveal and P. K. Holmgren. 1972-1997. *Intermountain Flora. Vols.* 1, 3A, 3B, 4, 5, and 6. New York Botanical Gardens, Bronx.

Crow, G. E. and C. B. Hellquist. 2000. *Aquatic and wetland plants of northeastern North America. 2* vols. University of Wisconsin Press, Madison.

Cullen, J. 1997. *The Identification of flowering plant families,* 4th ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Diggs, G. M., Jr., B. L. Lipscomb and R. J. O'Kennon. 1999. *Shinners and Mahler's illustrated flora of north central Texas* (Sida, Botanical Miscellany, No. 16). Botanical Research Institute of Texas, Fort Worth.

Dorn, R. D. 1977. *Manual of vascular plants of Wyoming.* 2 vols. Garland, New York.

Duncan, W. H. and M. B. Duncan. 1988. *Trees of the southeastern United States.* University of Georgia Press, Athens.

Elias, T. S. 1980. *The complete trees of North America.* Van Nostrand Reinhold, New York.

Fassett, N. C. 1940. *A manual of aquatic plants.* McGraw-Hill, New York.

Fassett, N. C. 1976. *Spring flora of Wisconsin,* 4th ed. University of Wisconsin Press, Madison.

Fernald, M. L. 1950. *Gray's manual of botany,* 8th ed. American Book Co., New York.

Flora of North America Editorial Committee. 1993-2007. *Flora of North America north of Mexico. Vols.* 1-5,19-26. Oxford University Press, New York.

Geesink, R., A. J. M. Leeuwenberg, C. E. Ridsdale and J. F. Veldkamp. 1981. *Thonner's analytical key to the families of flowering plants* (Leiden Botanical Series, vol. 5). Leiden University Press, The Hague, Netherlands.

Gleason, H. A. 1952. *The new Britton and Erown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada.* New York Botanical Garden, New York.

Gleason, H. A. and A. Cronquist. *1991. Manual of vascular plants of the northeastern United States and adjacent Canada,* 2nd ed. New York Botanical Garden, Bronx.

Godfrey, R. K. 1988. *Trees, shrubs, and woody vines of northern Florida and adjacent Georgia*

and Alabama. University of Georgia Press, Athens.

Godfrey, R. K. and J. W. Wooten. 1979-1981. *Aquatic and wetland plants of the southeastern United States*. 2 vols. University of Geórgia Press, Athens.

Gould, F. W. 1951. *Grasses of southwestern United States* (University of Arizona, Biological Science Bulletin, No. 7). University of Arizona, Tucson.

Great Plains Flora Association. 1986. *Flora of the Great Plains*. University Press of Kansas, Lawrence.

Haines, A. D. and T. F. Vining. 1998. *Flora of Maine*. V. F. Thomas, Bar Harbor, ME.

Hammel, B. E., M. H. Grayum, C. Herrera and N. Zamora (eds.). 2003-2004. *Manual de plantas de Costa Rica*. Vols. 1-3. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, MO.

Hickman, J. C. (ed.). 1993. *The Jepson manual: Higher plants of California*. University of Califórnia Press, Berkeley.

Hinds, H. R. 1986. *Flora of New Brunswick*. Primrose Press, Fredericton, New Brunswick.

Hitchcock, C. L., A. Cronquist, M. Owenbey and J. W. Thompson. 1955-1969. *Vascular plants of the Pacific Northwest*. 5 vols. University of Washington Press, Seattle.

Holmgren, N. H. 1998. *The illustrated companion to Gleason and Cronquists manual*. New York Botanical Garden, Bronx.

Howard, R. A. 1974-1989. *Flora of the Lesser Antilles*. 6 vols. Arnold Arboretum, Harvard University, Jamaica Plain, MA.

Hutchinson, J. 1968. *Key to the families of flowering plants of the world*. Clarendon Press, Oxford.

Isley D. 1990. *Vascular flora of the southeastern United States*. Vol. 3, part 2, *Leguminosae*. University of North Carolina Press, Chapei Hill.

Isely, D. 1998. *Native and naturalized Leguminosae (Fabaceae) of the United States (exclusive of Alaska and Hawaii)*. Brigham Young University, Provo, UT.

Kearney, T. H. and R. H. Peebles. 1960. *Arizona flora*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

Lellinger, D. B. *1985. A field manual of the ferns and fern-allies of the United States and Canada*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Leon, Bro. and Bro. Alain. 1946-1962. *Flora de Cuba*. 5 vols. Cultural, Havana, Cuba.

Liogier, A. H. 1982-2000. *La flora de la Hispaniola*. 9 vols. University Central del Este, San Pedro de Macorís, Dominican Republic.

Liogier, A. H. 1985-1995. *Descriptive flora of Puerto Rico and adjacent islands*. Universidad de Puerto Rico, Rio Piedras.

Little, E. L., Jr. and F. H. Wadsworth. 1964. *Common trees of Puerto Rico and the Virgin Islands*. Vol. 1 (Agriculture Handbook, No. 249). U.S. Department of Agriculture, Washington, DC.

Little, E. L., Jr., R. O. Woodbury and F. H. Wadsworth. 1974. *Trees of Puerto Rico and the Virgin Islands*. Vol. 2 (Agriculture Handbook, No. 449). U.S. Department of Agriculture, Washington, DC.

Llamas, K. A. 2003. *Tropical flowering plants*. Timber Press, Portíand, OR.

Long, R. W. and O. Lakela. *1976. A flora of tropical Florida*. Banyan Books, Miami, FL.

Looman, J. and K. F. Best. 1979. *Budd's flora of the Canadian Prairie Provinces* (Canada Department of Agriculture, Publication 1662). Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa, Ontario.

Marie-Victorin, F. 1964. *Flore Laurentienne*, 2nd ed. Les Presses de l'Université de Montreal, Montreal, Quebec.

McVaugh, R. 1983-1993. *Flora Novo-Galiciana*. Vols. 5, 12-17. University of Michigan Herbarium, Ann Arbor.

Mohlenbrock, R. H. 1967-2001. *The illustrated flora of Illinois*. Southern Illinois University Press, Carbondale.

Moss, E. H. 1983. *Flora of Alberta*, 2nd ed. University of Toronto Press, Toronto, Ontario.

Munz, P. A. 1968. *Supplement to A California flora*. University California Press, Berkeley.

Munz, P. A. and D. D. Keck. 1959. *A California flora*. University of California Press, Berkeley.

Organization for Flora Neotropica. 1968 onward. *Flora Neotropica*. New York Botanical Garden, Bronx.

Pease, A. S. 1964. *Flora of northern New Hampshire*. New England Botanical Club, Cambridge, MA.

Proctor, G. R. 1984. *Flora of the Cayman Islands* (Kew Bulletin Additional Series, 11). H.M.S.O., London.

Proctor, G. R. 1985. *Ferns of Jamaica*. British Museum (Natural History), London.

Radford, A. E., H. E. Ahles and C. R. Bell. 1964. *Manual of the vascular flora of the Carolinas*. University of North Carolina Press, Chapel Hill.

Rehder, A. 2001. *Manual of cultivated trees and shrubs: Hardy in North America* (reprint of 2nd ed.). Blackburn, Caldwell, NJ.

Roland, A. E. and E. C. Smith. 1966-1969. *The flora of Nova Scotia* (revised ed., 2 parts). *Proc. Nova Scotian Inst. Sci.* 26(2): 3-224; 26(4): 277-743.

Sargent, C. S. 1922. *Manual of the trees of North America*. 2 vols. Houghton Mifflin, New York.

Scoggan, H. J. 1957. *Flora of Manitoba* (National Museum of Canada Bulletin, No. 140). Department of Northern Affairs and National Resources, Ottawa, Ontario.

Scoggan, H. J. 1978. *The flora of Canada*. 4 parts. National Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada, Ottawa.

Seymour, F. C. 1982. *Flora of New England*, 2nd ed. (Phytologia Memoirs, 5). Moldenke, Plainfield, NJ.

Shreve, F. and I. L. Wiggins. 1964. *Vegetation and flora of the Sonoran Desert*. 2 vols. Stanford University Press, Stanford, CA.

Simpson, D. R. and D. Janos. 1974. *Punch card key to the families of dicotyledons of the Western Hemisphere south of the United States*. Field Museum of Natural History, Chicago.

Small, J. K. 1933. *Manual of the southeastern flora*. Author, New York.

Sosa, V. (chief ed.). 1978-2000. *Flora de Veracruz*. 118 fase. INIREB, Xalapa, México.

Standley, P. C. 1920-1926. *Trees and shrubs of Mexico*. 5 vols. U.S. Government Printing Office, Washington, DC.

Standley, P. C. 1937-1939. *Flora of Costa Rica*. 2 vols. (Botanical Series, Field Museum of Natural History, vol. 18). Field Museum of Natural History, Chicago.

Standley, P. C. and others. 1946-1977. *Flora of Guatemala*. 13 parts. Field Museum of Natural History, Chicago. *Fieldiana: Botany*, vol. 24.

Staples, G. W. and D. R. Herbst. 2005. *A tropical garden flora*. Bishop Museum Press, Honolulu, HI.

Stevens, W. D., C. U. Ulloa, A. Pool and O. M. Montiel (eds.). 2001. *Flora de Nicaragua*. 3 vols. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Steyermark, J. A. 1963. *Flora of Missouri*. Iowa State University Press, Ames.

Strausbaugh, P. D. S. and E. L. Core. 1971. *Flora of West Virginia*, 2nd ed. Seneca Books. Grantsville, WV.

Swink, R 1990. *The key to the vascular flora of the northeastern United States and southeastern Canada*. Plantsmen's, Flossmoor, IL.

Tomlinson, P. B. 1980. *The biology of trees native to tropical Florida*. Author, Allston, MA.

Vines, R. A. 1960. *Trees, shrubs and woody vines of the Southwest*. University of Texas Press, Austin.

Voss, E. G. 1972-1997. *Michigan flora: A guide to the identification and occurrence of the native and naturalized seed plants of the state*. 3 vols. (Cranbrook Institute of Science Bulletin, 55, 59, 61). Cranbrook Institute of Science, Bloomfield Hills, MI.

Wagner, W. L., D. R. Herbst and S. H. Sohmer. 1990. *Manual of the flowering plants of Hawaii*. 2 vols. University of Hawaii Press, Bishop Museum Press, Honolulu.

Weber, W. A. 1976. *Rocky Mountain flora*, 5th ed. Colorado Associated University Press, Boulder.

Welsh, S. L. 1974. *Anderson's flora of Alaska and adjacent parts of Canada*. Brigham Young University Press, Provo, UT.

Wiggins, I. L. 1980. *Flora of Baja California*. Stanford University Press, Stanford, CA.

Wood, C. E., Jr. and others. 1958 onward. *Generic flora of the southeastern United States. J. Arnold Arbor.; Harvard Pap. Bot.*

Woodson, P. E., Jr., R. W. Schery and others. 1943-1981. *Flora of Panama. Ann. Missouri Bot. Gard.* Vols. 30-67 *passim*.

Wunderlin, R. P. 1998. *Guide to the vascular plants of Florida*. University Press of Florida, Gainesville.

Wunderlin, R. P. and B. F. Hansen. 2000. *Flora of Florida*. Vol. 1. University Press of Florida, Gainesville.

Outras referências importantes

Askevold, I. S. and C. W. O'Brien. 1994. DELTA, an invaluable computer program for generation of taxonomic monographs. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 87:1-16.

Blanco, M. A., W. M. Whitten, D. S. Penneys, N. H. Williams, K. M. Neubig and L. Endara. 2006. A simple and safe method for rapid drying of plant specimens using forced air space heaters. *Selbyana* 27: 83-87.

Bridson, D. and L. Forman. 1998. *The herbarium handbook*, 3rd. ed. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

Dallwitz, M. J. 1974. A flexible computer program for generating diagnostic keys. *Syst. Zool.* 23: 50-57.

Dallwitz, M. J. 1993. DELTA and INTKEY. In *Advances in computer methods for systematic biology: artificial intelligence, databases, computer vision*, R. Fortuner (ed.), 287-296. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

Dallwitz, M. J. 2000 onward. A comparison of interactive identification programs. http://delta-intkey.com/www/comparison.htm.

Dallwitz, M. J., T. A. Paine and E. J. Zurcher. 1993. *User's guide to the DELTA system: A general system for processing taxonomic descriptions*, 4th ed. CSIRO, Division of Entomology, Canberra, Australia.

Dallwitz, M. J., T. A. Paine and E. J. Zurcher. 2002 onward. *Principles of interactive keys*. http://delta-intkey.com/www/interactivekeys.htm.

DeWolf, G. P, Jr. 1968. Notes on making an herbarium. *Arnoldia* 28: 69-111.

Dransfield, J. 1986. A guide to collecting palms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 166-176.

Edwards, M. and D. R. Morse. 1995. The potential for computer-aided identification in biodiversity research. *Trends Ecol. Evol.* 10: 152-158.

Fosberg, F. R. and M.-H. Sachet. 1965. *Manual for tropical herbaria* (Regnum Vegetabile, vol. 39). International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature, Utrecht, Netherlands.

Frodin, D. G. 2001. *Guide to standard floras of the world: An annotated, geographically arranged systematic bibliography of the principal floras, enumerations, checklists, and chorological atlases of different areas*, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Haynes, R. R. 1984. Techniques for collecting aquatic and marsh plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 229-231.

Kristiansen, K. A., M. Cilieborg, L. Drábková, T. Jørgensen, G. Petersen and O. Seberg. 2005. DNA taxonomy—the riddle of *Oxychloë* (Juncaceae). *Syst. Bot.* 30: 284-289.

Henderson, D. M. (ed.). 1983. *International directory of botanical gardens IV*, 4th ed. Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany.

Holmgren, N. H. and B. Angell. 1986. *Botanical illustration: Preparation for publication*. New York Botanical Garden, Bronx.

Holmgren, P. K. and N. H. Holmgren. 1992. *Plant specialists index*. Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany. [Índice para especialistas em plantas e fungos.]

Holmgren, P. K., N. H. Holmgren and L. C. Barnett. 1990. *Index Herbariorum, Part I: The herbaria of the world*, 8th ed. (Regnum Vegetabile, vol. 120). New York Botanical Garden, Bronx. [Também disponível on-line no *site* do New York Botanical Garden.]

Howard, R. A. 1969. The botanical garden—An unexploited source of information. *Boissiera* 14: 109-117.

Kiger, R. W., T. D. Jacobsen and R. M. Lffly. 1981. *International register of specialists and current research in plant systematics*. Hunt Institute for Botanical Documentation, Carnegie-Mellon University, Pittsburgh, PA.

Kudsen, J. W. 1972. *Collecting and preserving plants and animais*. Harper and Row, New York.

Lawrence, G. H. M. 1951. *Taxonomy of vascular plants*. Macmillan, New York. [Contém capítulos detalhados sobre técnicas de identificação de plantas no campo e no herbário, bem como sobre monografias, revisões e florística; ver páginas 223-283.]

Leenhouts, P. W. 1968. *A guide to the practice of herbarium taxonomy* (Regnum Vegetabile, vol. 58). International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature, Utrecht, Netherlands.

Lot, A. and F. Chiang. 1986. *Manual de herbario*. Consejo Nacional de Ia Flora de México, México.

Metsger, D. A. and S. C. Byers. 1999. *Managing the modem herbarium—An interdisciplinary approach*. Society for the Preservation of Natural History Collections, Washington, DC.

Pankhurst, R. J. (ed.). 1975. *Biological identification with computers* (Systematics Association, Special Volume, No. 7). Academic Press, London.

Pankhurst, R. J. 1978. *Biological identification*. University Park Press, Baltimore, MD.

Pankhurst, R. J. 1991. *Practical taxonomic computing*. Cambridge University Press, Cambridge.

Pohl, R. W. 1965. Dissecting equipment and materials for the study of minute plant structures. *Rhodora* 67: 95-96.

Robertson, K. R. 1980. *Observing, photographing, and collecting plants* (Circular 55). Illinois Natural History Survey, Urbana.

Smith, C. E., Jr. 1971. *Preparing herbarium specimens of vascular plants* (Agriculture Information Bulletin No. 348). Agricultural Research Service, U.S. Department of Agriculture, Washington, DC.

Soderstrom, T. R. and S. M. Young. 1983. A guide to collecting bamboos. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70: 128-136.

Stern, M. J. and T. Eriksson. 1996. Symbioses in herbaria: Recommendations for more positive interactions between plant systematists and ecologists. *Taxon* 45: 49-58.

Tilling, S. M. 1984. Keys in biological identification: Their role and construction. *J. Biol Educ.* 18: 293-304.

Voss, E. G. 1952. The history of keys and phylogenetic trees in systematic biology. *J. Sci. Lab. Denison Univ.* 43: 1-25.

Watson, L. and M. J. Dallwitz. 1991. The families of angiosperms: Automated descriptions, with interactive identification and information retrieval. *Aust. Syst. Bot.* 4: 681-695.

Watson, L. and M. J. Dallwitz. 1992. *Grass genera of the world*. C.A.B. International, Wallingford, UK.

Watson, L. and M. J. Dallwitz. 1993. *The families of flowering plants: Interactive identifications and information retrieval* (CD-ROM version 1.0 for MS-DOS). CSIRO, Melbourne, Australia.

West, K. 1983. *How to draw plants*. Herbert Press, London.

Zomlefer, W. B. 1994. *Guide to flowering plant families*. University of North Carolina Press, Chapel Hill.

Zweifel, F. W. 1961. *A handbook of biological illustration*. University of Chicago Press, Chicago.

GLOSSÁRIO

Abertura porada Abertura arredondada, como poro.

Aberturas do pólen Regiões finas e de formas diversas na parede do pólen através das quais emerge o tubo polínico durante a germinação.

Aberturas zonadas Aberturas em formato de anel ou de banda em um grão de pólen.

Actinomorfo *Ver* Simetria radial

Acúleo Pêlo pontiagudo que compreende tecido epidermal ou emergência que envolve tecidos epidérmicos ou subepidérmicos, mas que não é vascularizado.

Adaptação Qualquer modificação em um organismo decorrente da seleção natural.

Adnato/Adnação Fusão de partes diferentes, como pétalas e estames.

Adventício Desenvolvendo-se a partir de qualquer outra parte da planta que não a normal, por exemplo, raízes adventícias que se desenvolvem a partir de caules ou folhas e não a partir da raiz embrionária (radícula).

Agamoespécies Indivíduos minimamente diferenciados que se reproduzem assexuadamente.

Agamospermia Produção assexual de sementes; sem envolver fertilização de gametas femininos por gametas masculinos.

Agregado de drupas Drupas que se desenvolvem a partir de um único carpelo e se tornam parte de um fruto agregado, como em *Rubus*.

Alcalóides Compostos secundários estruturalmente diversos e fisiologicamente ativos; derivados de diversos aminoácidos ou a partir do ácido mevalônico através de diversas vias biossintéticas (ver páginas 95-96).

Alelo Uma de duas ou mais formas moleculares de um gene.

Alelopatia Inibição química de um organismo por outro.

Alopátrico Que ocorre em regiões geográficas diferentes.

Alopoliploidia Presença em uma célula de dois ou mais genomas de diferentes espécies.

Amebóide Com a forma de uma ameba, isto é, com formato variável e com prolongamentos arredondados.

Amentilho inflorescência densa, alongada, com grande número de flores inconspícuas, geralmente polinizadas pelo vento; também chamada de amento.

Amento Inflorescência que consiste em um conjunto denso e alongado de flores inconspícuas e geralmente polinizadas pelo vento; também conhecida como amentilho.

Amido Carboidrato branco, sólido e insípido, composto de cadeias de unidades de glicose; costuma ser o carboidrato de reserva nas plantas verdes.

Anagênese Mudanças evolutivas dentro de uma única linhagem ao longo do tempo.

Análise de Bootstrap Técnica estatística que utiliza a reamostragem e replicação de caracteres para inferir quão bem os dados sustentam uma determinada topologia de uma árvore filogenética.

Anatomia Estudo da estrutura interna (p. ex., células, tecidos).

Anatomia Kranz Nervuras foliares rodeadas por células da bainha do feixe conspicuamente expandidas e contendo cloroplastos; anatomia associada com a fotossíntese C4.

Androceu Termo coletivo para designar todos os estames de uma flor (ver Figura 4.16)

Androginóforo Pedúnculo ou eixo que porta o androceu (estames) e gineceu (carpelos).

Aneuploidia Condição em que o indivíduo apresenta um número cromossômico que não é múltiplo do número cromossômico básico.

Anfiparacítico Estômatos cujas células-guarda estão rodeadas por dois pares de células subsidiárias, cada uma delas paralela com as células-guarda (ver Figura 4.36).

Anisocítico Estômato rodeado por três células subsidiárias, das quais uma é claramente menor (ver Figura 4.36).

Anisofilia Quando duas folhas de um par ou folhas alternas de uma mesma seqüência são diferentes quanto à forma e ao tamanho.

Anomocítico Estômato que carece de células subsidiárias diferenciadas (ver Figura 4.36).

Antera Parte do estame disposta no ápice do filete que carrega o pólen (ver Figura 4.16).

Antera basifixa Antera ligada ao filete pela base.

Antera extrorsa Antera cujas teças se abrem em direção à periferia da flor.

Antera introrsa Antera que se abre para dentro, em direção ao eixo floral.

Antera latrorsa Antera que se apresenta deiscente nas laterais.

Anterídio Estrutura reprodutiva masculina que produz e protege os gametas masculinos nas embriófitas (plantas terrestres).

Anteridiógenos Compostos liberados pelos arquegônios das embriófitas que estimulam os gametófitos vizinhos a produzirem anterídios.

Anticorpos Um dos diversos arranjos de moléculas receptoras que se ligam aos antígenos.

Antígeno Molécula que é reconhecida como estranha pelos glóbulos brancos, desencadeando a resposta imune.

Antípodas Três células do gametófito feminino, agrupadas no extremo oposto da oosfera e das sinérgides.

Antocianinas Pigmentos flavonóides não-nitrogenados que conferem cor violeta, vermelha, azul e amarela; de ampla distribuição entre as angiospermas.

Anual Planta que cumpre seu ciclo de vida (de semente a indivíduo adulto) em um único ano.

Ânulo Banda ou conjunto de células higroscópicas e de paredes espessadas que ocorre na parede do esporângio da maioria das samambaias; esta estrutura facilita a dispersão dos esporos.

Apétala Sem pétalas.

Ápice acuminado Ápice que se prolonga em uma ponta afiada (ver Figura 4.10).

Ápice agudo ápice que termina em uma ponta com menos de 90 graus em relação aos lados, que são retos a ligeiramente convexos (ver Figura 4.11).
Ápice atenuado Ápice terminado de modo gradual e estreito.
Ápice emarginado Ápice com reentrância evidente (ver Figura 4.10).
Ápice mucronado Ápice terminado em uma ponta curta e abrupta ou múcron (ver Figura 4.10).
Ápice obtuso Ápice arredondado, em ângulo maior que 90 graus, com lados retos a ligeiramente convexos (ver Figura 4.10).
Ápice retuso Ápice com ligeira reentrância (ver Figura 4.10).
Ápice/apical Extremo de uma estrutura.
Apocárpico Com os carpelos separados.
Apomixia Reprodução assexual; em geral, o termo é utilizado para a produção assexual de sementes (ver agamospermia), mas também é aplicado à produção de propágulos vegetativos (p. ex., através de gemas).
Apomorfia Estado de caráter derivado; também chamado de caráter apomórfico (ou estado de caráter apomórfico).
Apopétala Com pétalas separadas.
Aposssépala Com sépalas separadas.
Apotépala Com tépalas separadas.
Aptidão Um aumento na adaptação ao ambiente, produzido por mudanças genéticas e medido pelo sucesso reprodutivo.
Aquênio Fruto pequeno, seco e indeiscente contendo uma única semente rodeada por uma parede fina e apertada, da qual a semente está livre.
Aracnóide Com aspecto de teia de aranha.
Arbusto Planta lenhosa geralmente menor do que uma árvore e que produz muitos troncos ou caules a partir da base.
Aréola Caule muito curto e espinhento, característico de Cactaceae.
Arilo Excrescência dura a suculenta da semente, com freqüência colorida e desenvolvida a partir do funículo.
Arista Estrutura estreita, em formato de agulha, com freqüência no ápice de uma estrutura, como um fruto ou uma antera.
Aromático Apresentando um aroma característico, em geral agradável.
Arquegônios Estruturas reprodutivas femininas que produzem e protegem os gametas femininos nas embriófitas (plantas terrestres).
Arredondado De contorno circular; utilizado para descrever ápices e bases (ver Figuras 4.10 e 4.11).
Articulado Que apresenta articulação.
Árvore Uma planta lenhosa com um único tronco principal (também utilizada como abreviação de "árvore evolutiva" ou cladograma).
Árvore de espécies Uma árvore (cladograma) que ilustra a história evolutiva hipotética de um grupo de espécies.
Árvore de expansão mínima Caminho mais curto conectando um conjunto de *taxa* (ou objetos) em um espaço multidimensional.
Árvore evolutiva Diagrama ramificado que representa as relações filogenéticas (história evolutiva) de um grupo de *taxa*; neste livro, é basicamente considerado equivalente a um cladograma e, muitas vezes, mencionamos o conceito simplesmente como "árvore".
Árvore filogenética *Ver* árvore evolutiva.
Árvores de genes História filogenética de um gene, com base na sua seqüência de DNA.
Asa Expansão ou excrescência fina ou membranosa de uma estrutura. Também utilizada para o par de pétalas laterais das Fabaceae, subfam. Faboideae e para as sépalas laterais e petalóides das Polygalaceae.
Atração dos ramos longos Linhagens que evoluem rapidamente podem conter muitas semelhanças de nucleotídeos devido à evolução em paralelo e, portanto, agrupar-se em análises cladísticas mesmo não sendo filogeneticamente próximas.
Autapomorfia Estado de caráter derivado restrito a um único táxon terminal (em análises cladísticas).
Autocompatibilidade Capacidade de um indivíduo para se autopolinizar e autofertilizar com o próprio pólen.
Autofertilização União de um gameta masculino com um gameta feminino do mesmo indivíduo.
Auto-incompatibilidade Incapacidade de um indivíduo para fertilizar-se através do próprio pólen, seja pela incapacidade do pólen para germinar no estigma (incompatibilidade esporofítica) ou pela incapacidade do tubo polínico para desenvolver-se através do estilete (incompatibilidade gametofítica).
Autopolinização Transferência de pólen desde a antera até o estigma do mesmo indivíduo.
Autopoliploidia Em uma célula, presença de três ou mais conjuntos cromossômicos da mesma espécie.
Autor Em nomenclatura, a citação a seguir do nome do táxon e que consiste no(s) nome(s) do(s) indivíduo(s) que descreveu(eram) o táxon ou o transferiu(iram) para outra categoria taxonômica.
Axila Região entre a face adaxial de uma folha e o caule.
Axila foliar Espaço entre a folha e o caule que a sustenta.
Baga Fruto indeiscente e carnoso, provido de uma, poucas ou muitas sementes; a polpa pode ser mais ou menos homogênea ou a parte externa pode ser firme, dura ou coriácea.
Base aguda Base terminada em um ponto com ângulo menor que 90 graus em relação aos lados (ver Figura 4.11).
Base cordada Base em forma de coração, com lobos arredondados (ver Figura 4.11).
Base cuneada Base em formato de cunha, triangular (ver Figura 4.11).
Base decorrente Lâmina foliar que se estreita gradualmente em direção ao pecíolo (ver Figura 4.11), também utilizada para bases foliares que se estendem em direção ao caule.
Base lobada Base com dois lobos arredondados bem desenvolvidos (ver Figura 4.11).
Base obtusa Base arredondada, com ângulo maior que 90 graus e lados ligeiramente convexos (ver Figura 4.11).
Base sagitada Base com forma de ponta de flecha (ver Figura 4.11).
Betalaínas Pigmentos nitrogenados, amarelos e vermelhos; restritos às Caryophyllales.
Bianual Planta que vive por dois anos, crescendo vegetativamente no primeiro e reproduzindo-se no segundo.
Bilabiada Com dois lábios, em geral aplicado a uma corola ou um cálice.
Biogeografia Estudo científico dos padrões de distribuição geográfica de espécies e *taxa* superiores.
Bisseriado Estrutura com duas séries ou dois verticilos, como em uma flor com perianto em dois verticilos.
Bitegumentado Que apresenta dois tegumentos.
Bivalentes Par de cromossomos homólogos em uma célula, durante a meiose.
Bolota Fruto do gênero *Quercus*; trata-se de uma noz associada com uma cúpula diversamente escamosa.
Bráctea Uma folha reduzida em cuja axila surge uma flor ou um ramo de uma inflorescência.
Bractéola Profilo de uma flor, em geral muito pequena e disposta abaixo da flor, no pedicelo.

Braquiblasto Caule com entrenós curtos, em comparação com outros caules de entrenós claramente alongados; comparar com macroblasto.

Bulbo Caule curto, ereto e subterrâneo, rodeado por folhas espessas e carnosas ou bases foliares.

Calaza Região indistinta do óvulo (ou semente) onde os tegumentos se conectam ao nucelo, no extremo oposto da micrópila.

Cálice Termo coletivo que designa todas as sépalas de uma flor (ver Figura 4.16).

Calículo Cálice reduzido, em forma de anel, como ocorre, por exemplo, em Loranthaceae.

Calose Polímero de glicose depositado durante o desenvolvimento de áreas crivadas ou elementos de tubos crivados.

Camada basal Camada mais externa da nexina, separada do teto pelas columelas (Figura 4.49).

Câmbio vascular Cilindro de células em divisão que produz xilema secundário em direção ao centro e floema secundário em direção à periferia do caule (ver Figura 4.39).

Campanulado Na forma de sino.

Canescente Cinza, com pêlos curtos e densos.

Capitado Alargado no ápice, isto é, como uma cabeça.

Capítulo Inflorescência compacta, determinada ou indeterminada com um eixo muito curto, às vezes em formato de disco e flores geralmente sésseis (ver Figuras 4.29, 4.30).

Cápsula Fruto seco a raramente carnoso que se desenvolve a partir de um gineceu com um a muitos carpelos e que fica deiscente de diversas maneiras, expondo as sementes.

Cápsula de deiscência anômala Cápsula de abertura irregular.

Cápsula denticida Cápsula que se abre através de uma série de dentes apicais.

Cápsula indeiscente Fruto praticamente seco contendo várias sementes que não fica deiscente.

Cápsula loculicida Cápsula que se abre longitudinalmente entre os septos (ou placentas, se a placentação for parietal) e por dentro dos lóculos (compartimentos) do ovário.

Cápsula septicida Cápsula com valvas longitudinais formadas pela aparição de partições entre os lóculos.

Cápsula septífraga Cápsula com valvas longitudinais formadas por aberturas ao longo dos extremos dos septos (partições), que permanecem ligados à região central do fruto.

Captura do cloroplasto Transferência do cloroplasto de uma espécie para outra através de hibridização e subseqüente introgressão.

Caráter Quaisquer atributos de um organismo. O termo é freqüentemente utilizado para enfatizar aqueles atributos diagnósticos de um grupo ou que sustentam relações entre grupos.

Caráter binário Caráter que apresenta apenas dois estados.

Caráter multiestado Caráter que apresenta três ou mais estados.

Caráter não-informativo Caráter sem utilidade para construir hipóteses de relações filogenéticas.

Carbonato de cálcio $CaCO_3$.

Cardenólidos Glicosídeos do tipo esteróide muito venenosos, com 23 carbonos.

Cariópse Fruto seco, pequeno e indeiscente, provido de parede fina mais ou menos fusionada com a única semente nele contida.

Cariótipo Preparação dos cromossomos metafásicos, ordenados por comprimento, localização do centrômero e outros atributos.

Carnívoro Que captura animais e os digere, como acontece em alguns grupos de plantas.

Caroço Região central, dura, de uma drupa, composta de uma ou mais sementes rodeadas por um endocarpo duro (parede interna do fruto); também chamado de pirênio.

Carpelo Unidades constituintes do gineceu e que portam o(s) óvulo(s).

Carpóforo Pedúnculo que subtende cada parte de um esquizocarpo deiscente, em muitos integrantes de Apiaceae.

Carúncula Excrescência geralmente firme de uma semente que, em geral, se desenvolve a partir da testa; neste texto é considerada um tipo de arilo.

Casca Todos os tecidos externos ao câmbio vascular das árvores, arbustos ou lianas de certa idade.

Casmógama Condição de uma flor que abre e geralmente apresenta polinização cruzada. Contrastar com Cleistógama.

Categoria Nível em uma hierarquia taxonômica e dos *taxa* contidos nela.

Categoria taxonômica Nível de uma hierarquia taxonômica, por exemplo, reino, divisão, classe, ordem, família, gênero e espécie.

Categorização Localização de um táxon em uma categoria de uma hierarquia taxonômica.

Caudado Com um apêndice em formato de cauda.

Caule O eixo principal da planta, que carrega folhas com gemas axilares nos nós (por sua vez separados por entrenós); em geral acima do solo.

Caulifloria Flores ou inflorescências produzidas em caules velhos e/ou troncos.

Célula companheira Célula parenquimatosa nucleada e provida de citoplasma denso que se encontra próxima dos elementos de tubos crivados e que está envolvida em processos metabólicos.

Célula crivada Célula do floema, longa, fina e enucleada que conduz sacarose e que não faz parte do tubo crivado.

Célula subsidiária Célula epidérmica próxima de uma célula-guarda e que difere em tamanho e/ou forma das outras células epidérmicas.

Células de mirosina Células que contêm a enzima mirosinase, que hidrolisa glucosinolatos para produzir óleos de mostarda.

Centrômero Região pequena e constrita do cromossomo que apresenta pontos de fixação para as fibras do fuso durante a divisão nuclear.

Cera epicuticular Cera de diversas formas que se deposita acima da cutícula da superfície da planta.

Chave Série de escolhas contrastantes utilizadas para identificar um organismo desconhecido por um processo de eliminação.

Chave de acessos múltiplos Chave que opera por meio de cartões furados ou por um programa interativo de identificação.

Chave dicotômica Chave composta de pares de afirmações contrastantes (dilemas).

Chave indentada Chave dicotômica em que as opções de cada dilema estão igualmente indentadas e seguidas das correspondentes opções. Assim, as duas opções, com freqüência, estão amplamente separadas em uma chave.

Chave pareada Chave em que os dois dilemas de um par estão situados em linhas adjacentes de modo que não estão separados por linhas adicionais (comparar com Chave indentada).

Cianogênese Processo pelo qual o cianeto de hidrogênio é liberado a partir de compostos cianogênicos.

Ciátio Unidade de inflorescência cimosa de espécies de *Euphorbia*, que mimetiza uma única flor completa e que consiste em uma ou poucas glândulas de néctar, muitas flores estaminadas e uma única flor carpelada.

Cicasinas Compostos venenosos das Cycadales que causam danos neurológicos.

Cicatriz de escama da gema Cicatriz que aparece após a queda de uma escama da gema.

Cicatriz de estípula Marca deixada no caule após a queda (por abscisão) de uma estípula.

Cicatriz foliar Remanescente do ponto de inserção de uma folha.

Ciclocítico Estômato rodeado por células subsidiárias que formam um ou dois anéis estreitos ao redor das células-guarda; o número de células por anel é geralmente quatro ou mais (ver Figura 4.36).

Cima Inflorescência composta e determinada, constituída de unidades repetidas que consistem em um pedicelo que subtende uma flor terminal e, abaixo dela, uma ou duas bractéolas; cada bractéola está associada com uma flor axilar, mais bractéolas e assim por diante (ver Figura 4.29).

Cima escorpióide Cima enrolada em que os ramos laterais (e as flores) se desenvolvem alternadamente nos lados opostos do eixo (ver Figura 4.29).

Cima helicóide Cima encurvada onde os ramos laterais se desenvolvem do mesmo lado do eixo (ver Figura 4.29).

Cima paniculada Inflorescência determinada na qual os ramos laterais produzem muitos entrenós antes de acabar em uma flor terminal (ver Figura 4.29).

Cima racemosa Cima reduzida com um único eixo terminado em uma flor e, portanto, flores pediceladas (ver Figura 4.29).

Circinado Enrolado de cima para baixo, de modo que o ápice fica próximo da região mediana da dobradura (ver Figura 4.14).

Circuncisa Estrutura que se abre através de uma linha ao redor da sua circunferência, com o ápice geralmente desprendendo-se como um opérculo, como nas cápsulas circuncisas.

Circunscrição Delimitação, como quando se avalia a abrangência (limites) de um táxon.

Cistólito Concreção pedunculada composta de carbonato de cálcio, protegida dentro de uma célula especializada denominada litocisto.

Cladística Filosofia/metodologia taxonômica na qual as relações entre *taxa* estão baseadas na presença de ancestrais em comum e onde grupos são sustentados pela presença de caracteres derivados compartilhados (sinapomorfias).

Clado Grupo monofilético, composto de um ancestral e todos os seus descendentes.

Cladogênese Surgimento de novos clados (grupos monofiléticos) através da separação de linhagens evolutivas.

Cladograma Diagrama ramificado que ilustra as relações hipotéticas (grupo-irmão) dentro de um grupo de organismos.

Classe Como conceito, um grupo de indivíduos que apresenta um atributo característico em particular. Como hierarquia taxonômica, a categoria entre divisão (ou filo) e ordem; em classificações filogenéticas, um grupo monofilético de ordens.

Classificação Delimitação, ordenação e categorização de *taxa*; ou um sistema de grupos inseridos uns dentro dos outros resultante dos processos anteriores.

Classificação filogenética Classificação que reflete acuradamente as hipótese de relações filogenéticas entre um grupo de *taxa*.

Cleistógama Condição de uma flor que nunca abre e apresenta autopolinização e autofertilização. Contrastar com Casmógama.

Clina Mudança gradual em um caráter ao longo de um gradiente ecológico ou geográfico.

Clorofila Pigmento verde e fotossensível que absorve a luz em diferentes espectros (azul-violeta e luz vermelha) e que é essencial para o processo de fotossíntese.

Coevolução Evolução em conjunto de duas ou mais espécies que interagem de maneira próxima.

Coléter "Pêlo" multicelular que produz uma secreção pegajosa, mucilaginosa ou resinosa e que geralmente ocorre na face adaxial de uma estípula, na base de um pecíolo ou lobos do cálice de certas plantas, especialmente de Gentianales.

Colpado Grão de pólen com aberturas longas e sulcadas denominadas colpos.

Columela "Pequena coluna" na exina do pólen, separando o teto do camada basal da nexina (ver Figura 4.49).

Coluna Estrutura formada pela fusão do estilete, estigma e estames em integrantes da família Orchidaceae.

Complexo agâmico Grupo de espécies com dois ou mais *taxas* que se reproduzem assexuadamente.

Complexo híbrido Uma série de indivíduos resultantes de eventos reprodutivos entre a progênie de uma F_1 híbrida e entre estes e qualquer um dos parentais.

Conato/Conação Fusão de peças semelhantes, como as pétalas fusionadas de uma corola simpétala.

Conduplicado Dobrado ao longo do comprimento, com a face adaxial ficando dentro (ver Figura 4.14).

Cone Estrutura reprodutiva ovulífera das coníferas consistindo em ramos ramos reduzidos dispostos sobre em eixo relativamente curto.

Conectivo Porção do estame que conecta as tecas de uma antera (ver Figura 4.16).

Contorto Com as partes ou peças imbricadas ou verticiladas. Cada parte ou peça é parcialmente coberta pela peça ou parte adjacente e o conjunto parece enrolado e retorcido.

Convoluto Enrolado, com as margens se sobrepondo (ver Figura 4.14).

Coriáceo Com textura de couro, espesso.

Corimbo Racemo com os pedicelos das flores mais basais alongados, fazendo com que todas as flores fiquem aproximadamente no mesmo nível (ver Figura 4.30).

Cormo Caule subterrâneo mais ou menos carnoso, curto e ereto, coberto de folhas finas e secas (ou bases foliares).

Corola Termo coletivo que designa todas as pétalas de uma flor (ver Figura 4.16).

Corona Excrescências geralmente vistosas das peças periânticas, estames ou receptáculo.

Córtex Parte de um caule ou raiz situada entre o periciclo (ao redor do tecido vascular primário) e a epiderme.

Costapalmado Folha mais ou menos palmada onde uma extensão do raque forma uma nervura mediana (ou costa) na lâmina, como nas folhas de muitas palmeiras (Arecaceae).

Cotilédones Folhas (uma, duas ou ocasionalmente mais) que se desenvolvem no primeiro nó do embrião (ver Figura 4.43).

Crescimento primário Crescimento do corpo principal da planta decorrente da atividade dos meristemas apicais caulinar e radicular, ou através de um meristema primário de espessamento (como nas palmeiras). Contrastar com Crescimento secundário.

Crescimento secundário Crescimento resultante da atividade do câmbio vascular, que produz xilema e floema, e da atividade do câmbio da casca, que produz a casca. A atividade de ambos os meristemas decorre em aumento em diâmetro do caule.

Critérios de Remane Um dos critérios utilizados na determinação da semelhança (vagamente chamada de homologia) entre estruturas de diferentes organismos.

Cromossomo Molécula complexamente dobrada de DNA do genoma nuclear nos eucariontes, com muitas proteínas associadas do tipo histonas.

Crossing-over Clivagem e intercâmbio de segmentos correspondentes entre pares de cromossomos homólogos durante a Prófase I da meiose.

Cuculado Em forma de capuz.

Cultivar Variante/variedade de uma planta em cultivo, produzida por hibridização, seleção artificial ou quaisquer outros processos.

Cúpula Qualquer estrutura em forma de vaso, como a cúpula escamosa das Fagaceae ou o receptáculo e peças periânticas intumescidas associadas com as drupas de muitos integrantes das Lauraceae.

Cutícula Camada fina e cerosa que cobre a superfície externa (epiderme) da maioria das embriófitas.

Decussadas Folhas opostas, no caso em que aquelas de nós adjacentes apresentam um ângulo de divergência de 90 graus entre si.

Deiscência Processo de abertura de uma estrutura, como um fruto, antera ou esporângio.

Deiscência poricida Abertura através de poros, como em uma cápsula poricida.

Dendrograma Diagrama em forma de árvore, mostrando relações fenéticas, cladísticas ou evolutivas.

Desenvolvimento centrífugo Que se desenvolve primeiro no centro e logo após, gradualmente, em direção à periferia.

Desenvolvimento centrípeto Que se desenvolve primeiro na periferia e logo após, gradualmente, em direção ao centro.

Deslocamento de caracteres Divergência de caracteres em duas espécies relacionadas, quando ocorrem na mesma localidade; o processo resulta da seleção natural contra indivíduos com fenótipos intermediários.

Diacítico Estômato rodeado por um par de células subsidiárias cujas paredes comuns formam um ângulo reto em relação às células-guarda (ver Figura 4.36).

Diadelfos Estames cujos filetes estão fusionados de modo que delimitam dois grupos.

Diagnose Breve enunciação dos atributos que permitem reconhecer um táxon e separá-lo de outros.

Diagrama de Venn Em sistemática, representado por conjuntos de círculos, elipses e parênteses que descrevem grupos monofiléticos inseridos dentro de outros.

Diagrama floral Diagrama (em secção transversal) que resume a simetria floral bem como o número, a fusão e a inserção das partes florais.

Dimórfico Com duas formas diferentes da mesma estrutura.

Dióico Com flores estaminadas e carpeladas dispostas em plantas separadas.

Diplóide Com dois complementos cromossômicos completos em cada célula.

Disco nectarífero Nectário floral em formato de disco ou anel.

Disco nectarífero extra-estaminal Disco nectarífero posicionado entre o(s) verticilo(s) de estames e o perianto.

Disco nectarífero intra-estaminal Disco nectarífero posicionado entre o androceu (verticilo ou verticilos de estames) e o gineceu.

Dissecta Profundamente dividida em segmentos estreitos.

Distilia Flores de indivíduos diferentes da mesma espécie apresentando comprimentos diferentes de estilete, com freqüência o comprimento dos estames variando no sentido inverso; trata-se de um mecanismo que promove a polinização cruzada.

Distribuição independente O produto de um alinhamento aleatório dos cromossomos na Metáfase I da meiose; segmentos de cada cromossomo homólogo e do seu cromossomo complementar são aleatoriamente distribuídos nos gametas.

Diterpenóides Compostos terpenóides com vinte carbonos (ver página 98).

Divisão Categoria taxonômica intermediária entre reino e classe; também denominada filo; em uma classificação filogenética, uma divisão é um grupo monofilético de classes.

Domácia Pequena cavidade ou tufo de pêlos na superfície foliar que abriga ácaros, formigas ou outros pequenos organismos.

Drupa Fruto indeiscente e carnoso cuja região externa é mais ou menos macia (ocasionalmente coriácea ou fibrosa) e cuja região central contém um ou mais caroços duros, que consistem em um endocarpo pétreo rodeando a semente ou sementes.

Drupa deiscente Fruto com uma casca coriácea, seca ou carnosa que eventualmente se rasga e abre, expondo caroços com aspecto de noz, como em *Carya* (Juglandaceae).

Drusa Cristais esféricos, compostos de oxalato de cálcio em que os cristais individuais sobressaem da superfície geral, dando ao conjunto um aspecto de estrela.

Dupla fertilização Em angiospermas, fusão de um gameta com a oosfera para formar o zigoto e de um segundo gameta com o núcleo polar, dando lugar ao tecido nutritivo denominado endosperma.

Ebracteado Sem brácteas.

Ecótipo Entidade genética diferenciada dentro de uma espécie que está adaptada a um conjunto em particular de condições ecológicas.

Elaiossoma Excrescência dura e oleosa de uma semente que atrai formigas.

Elatérios Apêndices higroscópicos aderidos aos esporos de *Equisetum* e que auxiliam na dispersão.

Elemento de tubo crivado Célula longa, enucleada e condutora de sacarose do floema das angiospermas e que faz parte do tubo crivado.

Elemento de vaso Um dos componentes celulares de um vaso.

Eletroforese Procedimento para separar moléculas (geralmente proteínas) utilizando uma corrente elétrica, com base no tamanho e carga destas.

Elíptico Mais largo na região mediana (ver Figura 4.9).

Embrião Esporófito jovem, formado a partir da primeira célula após a fertilização (zigoto) até a germinação da semente (em plantas com sementes) ou até a emergência de tecidos protetores do gametófito (em outras embriófitas).

Embriologia Estudo dos eventos que levam ao desenvolvimento dos gametófitos masculino e feminino, ao desenvolvimento dos gametas, da singamia, e ao desenvolvimento precoce do esporófito embrionário.

Embrionia adventícia Desenvolvimento de embrião diretamente a partir de células somáticas do óvulo, sem formação de um gametófito.

Endexina Região inferior da nexina, a região mais interna da exina (ver Figura 4.49).

Endocarpo Região interna da parede do fruto ou pericarpo, como no caroço do pêssego ou das cerejas (*Prunus*, Rosaceae).

Endosperma Tecido nutritivo geralmente triplóide presente nas sementes da maioria das angiospermas, deriva da fusão de um gameta masculino com os dois núcleos polares do gametófito feminino.

Endosperma celular Divisão do núcleo do endosperma primário e subseqüentes divisões nucleares imediatamente seguidas pela formação de paredes celulares.

Endosperma helobial Desenvolvimento do endosperma em que o núcleo primário do endosperma se divide formando uma parede transversal e criando uma pequena célula calazal e uma célula micropilar muito maior, seguidas de uma seqüência de divisões nucleares livres na célula micropilar e, às vezes, na célula calazal.

Endosperma nuclear Sucessivas divisões do núcleo primário do endosperma sem formação de parede celular (divisões nucleares livres), levando à produção de uma massa de protoplasma multinucleada; às vezes convertida em tecido celular mais tarde.

Endosperma ruminado Endosperma com prolongamentos internos irregulares ou regulares da testa.

Endotécio Delimitação interna do lóculo da antera, geralmente fibroso.

Enraizamento (de árvores evolutivas) Determinação da posição da raiz, isto é, a conversão de uma rede de dados em uma árvore evolutiva (ou cladograma), o que confere uma direção às hipóteses de modificações de estados de caráter.

Entrenó Região caulinar entre dois nós adjacentes (ver Figura 4.2).

Enzimas de restrição Uma dentre uma série de enzimas isoladas a partir de diversas bactérias, que cortam o DNA em determinadas seqüências de nucleotídeos.

Epicótilo Região do caule embrionário acima dos cotilédones e abaixo das próximas folhas do eixo embrionário.

Epiderme Camada mais externa de células do corpo primário da planta, com freqüência providas de paredes fortemente espessadas.

Epifilia Flor ou inflorescências dispostas em cima de uma folha.

Epífita Uma planta que cresce sobre outra planta, utilizada como suporte.

Epígina Flor cujo perianto e estames se encontram dispostos acima do ovário (ver Figura 4.1); portanto o ovário é ínfero.

Epimácio Escama ovulífera modificada que cobre parcialmente o óvulo em integrantes de Podocarpaceae.

Epíteto específico A segunda palavra em um nome específico binomial; em geral um adjetivo que modifica o nome genérico, como *alba* no nome *Quercus alba*.

Equitante Folhas dísticas achatadas no plano de inserção foliar e providas de duas faces que são morfológica e anatomicamente idênticas (isto é, são unifaciais), como em *Iris* e *taxa* afins (Iridaceae).

Erosa Margem irregular, provida de dentes arredondados a afiados (Figura 4.12).

Erva Planta desprovida de caule aéreo lenhoso e que pode morrer (nas anuais) ou ficar dormente (nas ervas perenes) no final da estação de crescimento.

Escabro Áspero.

Escama da gema Folha protetora reduzida, associada com uma gema.

Escama peltada Pêlo em forma de guarda-chuva ou escudo.

Escapo Caule ereto e desprovido de folhas que porta uma flor ou inflorescência no ápice; geralmente composto por um único entrenó alongado.

Esclereídes Célula morta na maturidade, que apresenta uma parede espessa e geralmente lignificada e que não é fortemente alongada em nenhum sentido.

Escutelo Cotilédone especializado em forma de escudo em integrantes de Poaceae que se encontra lateralmente ligado ao resto do embrião.

Espádice Espiga com um eixo carnoso e espessado, como acontece em Araceae.

Espata Bráctea grande que protege ou subtende uma inflorescência, como acontece com as vistosas brácteas das inflorescências de Araceae.

Especiação Processo evolutivo ao longo do qual são formadas as espécies.

Especiação alopátrica Divergência de populações geograficamente isoladas que promove a evolução de novas espécies.

Especiação alopoliplóide Formação de uma nova espécie seguida da duplicação do número cromossômico no híbrido.

Especiação geográfica *Ver* Especiação alopátrica.

Especiação local Divergência de populações pequenas e geograficamente isoladas na periferia da distribuição da espécie parental, em geral como resultado da combinação de seleção natural e deriva gênica, promovendo a formação de uma nova espécie.

Especiação por hibridização Produção de uma nova espécie a partir da hibridização de duas ou mais espécies parentais.

Especiação simpátrica Especiação sem o estabelecimento de barreiras geográficas; em plantas em geral envolve hibridização e subseqüente poliploidização.

Espécie O agrupamento básico dos organismos (ver definições dos diferentes conceitos de espécie no Capítulo 6, páginas 144-146).

Espécie nativa Espécie que ocorre naturalmente em uma região.

Espécie naturalizada Espécie que foi transportada para outra região pela ação humana e que consegue reproduzir-se e propagar-se sem intervenção do homem.

Espécies crípticas Espécies que estão reprodutivamente isoladas, mas que fenotipicamente são muito parecidas e de difícil distinção.

Espécies-irmãs *Taxa* reprodutivamente isolados sem muita divergência fenotípica; também chamadas de espécies crípticas.

Espécime tipo Espécime que carrega o nome de uma espécie ou táxon infra-específico.

Espiga Inflorescência simples e indeterminada provida de um eixo único que porta flores sésseis (ver Figura 4.30).

Espigueta Espiga pequena, a unidade de inflorescência básica de integrantes de Poaceae e Cyperaceae.

Espinho Folha ou estípula reduzida e pontiaguda, ou dente marginal pontiagudo.

Esporângio Estrutura que porta ou carrega esporos.

Esporão Excrescências de formatos diversos nos filetes ou conectivos de Melastomataceae e Ericaceae e alguns outros *taxa*; também utilizado para expansões nectaríferas tubulosas do cálice ou da corola (nectário tipo esporão).

Esporão Projeção estreita e oca em forma de saco de uma peça floral, em geral uma sépala ou pétala.

Esporo Célula reprodutiva que resulta de divisões celulares meióticas em um esporângio.

Esporocarpo Folhas reprodutivas especializadas das Marsileaceae.

Esporofilo Folha modificada que carrega um ou mais esporângios.

Esporófito Geração diplóide e produtora de esporos no ciclo reprodutivo de uma planta.

Esporopolenina Polímero com hidrocarbonetos saturados e insaturados e fenóis que estão interligados; o biopolímero mais resistente da Terra.

Esquizocarpo Fruto seco a raramente carnoso que se divide em segmentos contendo uma ou poucas sementes (mericarpos).

Estado de caráter Uma das diversas condições (ou valores) em que se observa um caráter dentro de um táxon.

Estame Parte da flor que porta o pólen, composta de um filete (pedúnculo) e a antera (sacos polínicos, esporângios) (ver Figura 4.16).

Estames didínamos Quatro estames, dois longos e dois curtos.

Estames epipétalos Estames adnatos (fusionados) com a corola.

Estames monadelfos Estames cujos filetes estão fusionados formando um tubo.

Estames sinânteros Estames fusionados pelas anteras.

Estames tetradínamos Quatro estames longos e dois estames curtos.

Estaminódio Estame estéril.

Estandarte Pétala distinta e em geral maior em algumas flores, especialmente de Fabaceae, subfam. Faboideae; também conhecida como **vexilo**.

Esteróides Moléculas hidrófobas baseadas em quatro anéis de carbono conectados; com freqüência fisiologicamente ativas.

Estigma Parte do carpelo (ou de vários carpelos fusionados) que recebe o pólen e facilita a germinação deste (ver Figura 4.16).

Estilete Parte do carpelo mais ou menos alongada (ou de vários carpelos fusionados) entre o estigma(s) e o(s) ovário (ver Figura 4.16), especializada para o crescimento dos tubos polínicos.

Estilete ginobásico Estilete que parece inserido na base do ovário.

Estilete terminal Estilete que surge na base do ovário.

Estilopódio Porção basal expandida e nectarífera do estilete das flores de Apiaceae.

Estipe Pecíolo da folha de uma samambaia; o termo às vezes é utilizado de um modo mais geral, para aplicação no caso de qualquer tipo de pedúnculo, como em um carpelo estipitado ou pedunculado.

Estípula Um ou dois apêndices geralmente dispostos nos lados ou na base do pecíolo; parte da folha.

Estípula interpeciolar Estípula posicionada no nó, entre a base peciolar de folhas opostas.

Estivação quincuncial Peças periânticas sobrepostas deste modo: duas com ambas as margens expostas no botão, duas com ambas as margens dentro do botão e uma com uma margem dentro e a outra fora do botão.

Estolão Rizoma que apresenta entrenós alongados; ver Rizoma.

Estômato Abertura controlável entre duas células-guarda na epiderme de uma planta vascular (e musgos).

Estrigoso Que apresenta pêlos rígidos, todos apontando na mesma direção.

Estróbilo Estrutura em forma de cone formada por folhas produtoras de esporos modificadas e inseridas diretamente em um eixo.

Estrutura floral exserta Estrutura que se estende além da corola.

Estrutura primária de uma proteína Seqüência de aminoácidos em uma proteína.

Estruturas secretoras Cavidades, ductos e outras estruturas glandulares que produzem algum tipo de secreção (néctar, óleos, resinas, compostos voláteis, etc.).

Eusporângio Forma comum de esporângio nas embriófitas, séssil e provido de parede formada de muitas camadas de células.

Eustelo Feixes vasculares de um caule formando um anel completo quando observados em secção transversal (ver Figura 4.39).

Evolução Mudanças genéticas em uma linhagem (linha de descendência) através do tempo.

Evolução convergente Evolução de caracteres similares a partir de condições ancestrais diferentes, como resultado de pressões seletivas similares operando em *taxa* que não estão proximamente relacionados; por exemplo, a evolução de suculência em Cactaceae e em Euphorbiaceae africanas ou de folhas carnívoras em Sarraceniaceae e Nepenthaceae.

Exina Camada mais externa das duas camadas da parede de um grão de pólen (ver Figura 4.49).

Exina tectada Exina cuja camada externa ou teto é sustentada por numerosas colunas pequenas (columelas) (ver Figura 4.49).

Exocarpo Camada mais externa da parede de um fruto ou pericarpo.

Falso indúsio Em samambaias, uma margem foliar revoluta ou lobo marginal que protege esporângios que estão se desenvolvendo em soros.

Família Categoria taxonômica abaixo de ordem e acima de gênero; em uma classificação filogenética, um grupo monofilético de gêneros.

Fascículo Inflorescência axilar reduzida (determinada ou indeterminada), com flores agrupadas densamente e sem um eixo de inflorescência óbvio (ver Figura 4.30).

Feixe cortical Feixe vascular que ocorre no córtex de um caule.

Feixe da medula Feixe vascular que ocorre na medula de um caule ou dentro de um cilindro vascular ou anel de feixes vasculares dentro de um pecíolo.

Feixe vascular bicolateral Feixe vascular com floema em ambos os lados (abaxial e adaxial) do xilema.

Feixe vascular colateral Feixe vascular com floema em um dos lados e xilema no outro.

Fenética Metodologia para classificar os organismos com base na sua semelhança geral, isto é, a soma das semelhanças e diferenças, assumindo que as taxas de mudanças são uniformes.

Fenograma Diagrama em forma de árvore que representa relações fenéticas e onde os *taxa* são agrupados com base na sua semelhança geral.

Fenótipo Caráter ou caracteres observáveis em um indivíduo.

Fertilização Fusão dos núcleos do gameta feminino e masculino.

Fibra Qualquer célula de parede espessa e lignificada.

Filária Bráctea involucral do capítulo das Asteraceae.

Filete Pedúnculo de um estame (ver Figura 4.16).

Filo Categoria taxonômica abaixo de Reino e acima de classe; em plantas é geralmente chamada de divisão.

Filocládio Caule achatado e foliáceo.

Filogenia História evolutiva de um grupo de organismos.

Fitomelano Substância opaca, preta e carbonácea que forma uma crosta na testa das sementes da maioria das Asparagales.

Flagelo Estrutura móvel, em forma de cauda, presente em muitas células eucariontes e que apresenta um arranjo de microtúbulos de nove mais dois.

Flavonóide Composto fenólico que geralmente ocorre em um sistema de anel derivado através da ciclização de um intermediário a partir de derivados de ácido cinâmico e três moléculas de malonil-CoA (ver página 98).

Floema Tecido condutor de sacarose nas plantas vasculares, composto por células ou elementos crivados, células parenquimáticas, fibras e esclereídes.

Floema interno Floema primário na forma de fibras ou de anel contínuo (em secção transversal) no limite mais interno do xilema.

Floema secundário Floema produzido pelo câmbio vascular.
Flor Estrutura reprodutiva das angiospermas, consistindo em um ramo modificado e determinado, o eixo floral ou receptáculo que carrega folhas modificadas, as peças periânticas, estames e/ou carpelos.
Flor assimétrica Flor que carece de um plano de simetria, isto é, nem radial, nem bilateral.
Flor bissexual Flor que apresenta ao mesmo tempo androceu (estames) e gineceu (carpelos); também chamada de **flor perfeita**.
Flor carpelada Flor com gineceu (carpelo ou carpelos), mas desprovida de androceu (estames) funcional.
Flor completa Flor provida de perianto, androceu e gineceu.
Flor do disco Flor de simetria radial de muitos integrantes das Asteraceae.
Flor do raio Flor carpelada ou estéril, zigomorfa, em forma de fita e freqüentemente provida de três lobos apicais que ocorrem ao redor da periferia dos capítulos de muitas Asteraceae.
Flor estaminada Flor com androceu (estames), mas desprovida de gineceu (carpelo ou carpelos) funcional.
Flor gatilho Flor com uma ou mais partes móveis que depositam forçosamente o pólen no polinizador.
Flor imperfeita Flor que carece ora do androceu (estames), ora do gineceu (carpelos); também chamada de flor unissexual.
Flor incompleta Flor que carece de uma ou mais peças florais, isto é, carece ou do perianto ou do androceu e/ou do gineceu.
Flor ligulada Flor com corola geralmente em forma de fita e provida de cinco dentes, característica de muitas Asteraceae.
Flor perfeita Flor que apresenta androceu (estames) e gineceu (carpelos). Também conhecida como **flor bissexual**.
Flor perígina Flor com as peças periânticas e estames dispostos em um hipanto que rodeia o ovário súpero, sem estar fusionado com ele (ver Figura 4.21).
Flor simpétala Flor com pétalas fusionadas.
Flor sinsépala Flor com sépalas fusionadas.
Flor sintépala Flor com tépalas fusionadas.
Flor unissexual Flor que carece do androceu (estames) ou do gineceu (carpelos); ver Flor imperfeita.
Flora Enumeração das plantas que ocorrem em uma área geográfica em particular, geralmente apresentando chaves, descrições, ilustrações e mapas de distribuição; termo também aplicado para o conjunto de plantas que ocorre em uma determinada região.
Flósculo Flor muito pequena, especialmente como aquelas dos membros das Asteraceae, Cyperaceae e Poaceae; termo às vezes aplicado às flores associadas com estruturas bracteoladas.
Fluxo gênico Movimento de alelos entre e fora de populações.
Folha Estrutura achatada e geralmente fotossintética da planta, disposta em um ramo ou caule (eixo) (ver Figura 4.2), ou de modo mais geral em angiospermas, uma estrutura apendicular de crescimento determinado, geralmente subtendendo uma gema ou um ramo.
Folha assimétrica Folha sem um plano de simetria; freqüentemente com um dos lados mais largo que o outro e com a base oblíqua.
Folha bifacial Folha que apresenta faces abaxial e adaxial anatomicamente distintas.
Folha bijugada Folhas compostas com quatro folíolos, sendo dois de cada lado.
Folha bipinado-composta Folhas com duas ordens de eixos e com os folíolos dispostos em eixos de segunda ordem (ver Figura 4.5).
Folha composta Folha provida de dois ou mais folíolos.
Folha escamiforme Folha pequena e achatada em forma de escama.
Folha palmado-composta Folha com mais de três folíolos ligados em um mesmo ponto, como os dedos de uma mão (ver Figura 4.5).
Folha pinado-composta Folha composta por mais de três folíolos ligados ao longo de um eixo ou raque em ambos os lados, isto é, como em uma pena (ver Figura 4.5).
Folha séssil Sem pecíolo.
Folha simples Com uma única lâmina.
Folha trifoliolada Folha composta por três folíolos; com freqüência denominada trifoliada.
Folha unifacial Folha com as duas superfícies semelhantes, isto é, não diferenciadas anatomicamente em superfície adaxial e abaxial.
Folha unifoliolada Folha composta que, por meio de redução evolutiva, apresenta um único folíolo que pode ser distinguido de uma folha simples pela presença de pulvino na junção lâmina-pecíolo (p. ex., *Citrus* e muitas *Berberis*).
Folhas alternas Folhas que se inserem uma por nó ao longo do caule (ver Figura 4.4); estas folhas podem ter disposição espiralada, dística, etc.
Folhas decíduas Folhas que caem (apresentando abscisão) no final da estação de crescimento.
Folhas dísticas Folhas alternas dispostas ao longo dos dois lados do caule (em ângulo de 180 graus entre si), isto é, todas as folhas estão no mesmo plano.
Folhas tristicas Folhas dispostas em três planos, ao longo do caule.
Folhas verticiladas Três ou mais folhas dispostas em um único nó.
Folículo Fruto seco ou raramente carnoso derivado de um único carpelo que se abre ao longo de uma única sutura longitudinal (geralmente adaxial).
Folíolos Uma das lâminas que compõe uma folha composta.
Fórmula floral Fórmula que resume a simetria floral, bem como o número, a fusão e a inserção das partes florais.
Fotossíntese Reação bioquímica que ocorre no cloroplasto onde se captura a energia solar a qual é convertida em energia química, seguida da fixação do dióxido de carbono e pela síntese de fosfatos de glicose que são convertidos em sacarose.
Fronde Folha das samambaias, geralmente grande e muito dividida ou lobada.
Fruto Ovário maduro junto com as partes associadas, tais como o hipanto adnato de *Malus* (a maçã, Rosaceae).
Fruto acessório Fruto (ou grupo de frutos) no qual, além do gineceu maduro, outras estruturas fazem parte funcional do fruto.
Fruto agregado Fruto que se desenvolve a partir de muitos carpelos separados de uma única flor.
Fruto múltiplo Fruto produzido pelo gineceu de muitas flores densamente agrupadas.
Fruto simples Fruto que se desenvolve a partir de um único carpelo ou de muitos carpelos fusionados de uma única flor.
Fruto vivíparo Fruto cujas sementes germinam enquanto o fruto está ainda preso à planta parental, como em muitas espécies de mangue.
Funículo Pedúnculo de um óvulo.
Funiforme Em forma de funil.
Gameta Célula haplóide que se fusiona com outra para dar origem a um zigoto.

Gameta masculino Gameta móvel, freqüentemente flagelado, formado em um anterídio ou em um gametófito masculino reduzido.

Gametângio Estrutura produtora de gametas, por exemplo, arquegônios ou anterídios.

Gametófito Geração haplóide produtora de gametas do ciclo reprodutivo das plantas.

Gavinha Estrutura alongada e enrolada (gerada a partir de uma inflorescência, folha ou caule modificados) que permite que a planta se enrole em outras ou em um substrato.

Gema Pequeno ramo embrionário, floral ou vegetativo, com freqüência protegido por folhas modificadas (escamas da gema), estípulas ou pêlos.

Gema (em reprodução vegetativa) Estrutura em forma de gema ou grupo de células que se separam da planta-mãe e crescem independentemente.

Gema acessória Gema produzida na lateral, acima ou abaixo da gema axilar.

Gema axilar Gema localizada na axila foliar (ver Figura 4.2).

Gema nua Gema não coberta por escamas foliares.

Gema pseudoterminal Gema axilar que assumiu as funções de uma gema terminal em um ramo simpodial.

Gema terminal Gema no ápice de um caule (em um caule monopodial).

Gemas superpostas Gemas localizadas acima ou abaixo da gema axilar.

Gene Segmento de DNA que controla um caráter herdável.

Genealogia *Ver* Filogenia.

Gênero Categoria taxonômica abaixo de família e acima de espécie; em uma classificação filogenética, os gêneros são grupos monofiléticos de espécies.

Genoma Todo o DNA (material genético) das células de uma espécie em particular; em eucariontes fotossintéticos compreende os genomas nuclear, de cloroplasto e mitocondrial.

Genoma de cloroplasto Fita circular de DNA do cloroplasto, um endossimbionte dentro de uma célula eucarionte hospedeira.

Genoma mitocondrial Genes contidos na fita circular de DNA da mitocôndria, um endossimbionte da célula eucariótica hospedeira.

Genoma nuclear DNA nos cromossomos dentro do núcleo de uma célula eucariótica.

Genótipo Constituição genética de um indivíduo.

Geração F_1 Primeira geração filial; progênie resultante do cruzamento de duas espécies ou entre duas entidades geneticamente diferentes.

Gineceu Termo coletivo para todos os carpelos de uma flor (ver Figura 4.16).

Gineceu pseudomonômero Com falsa aparência de um único carpelo, devido à extrema redução de um ou mais carpelos.

Ginóforo Pedúnculo que carrega um gineceu.

Glabro Desprovido de pêlos.

Glândula de óleo Glândula que produz óleos, isto é, hidrocarbonetos de cadeia longa.

Glândulas pelúcidas Manchas translúcidas na superfície das folhas, brácteas, pétalas ou outras estruturas, em geral resultantes da presença de cavidades de óleos aromáticos no mesófilo foliar ou outros tecidos parenquimáticos.

Glauco Provido de uma cobertura cerosa, freqüentemente com aparência branca ou azulada.

Glicosídeos Compostos orgânicos que produzem açúcares quando hidrolisados.

Glicosídeos cianogênicos Compostos defensivos que são hidrolisados para liberar cianeto de hidrogênio.

Globoso Mais ou menos esférico.

Glucosinolatos Glicosídeos hidrolisados por mirosinases que lhes conferem sabor picante de mostarda.

Glumas Par de brácteas na base da espigueta de uma gramínea.

Grão *Ver* Cariópse.

Grupo monofilético Grupo composto por um ancestral e todos seus descendentes e diagnosticado por sinapomorfias (caracteres derivados compartilhados), um clado.

Grupo parafilético Grupo que contém um ancestral e alguns, mas não todos, dos seus descendentes; tal grupo é diagnosticado por simplesiomorfias.

Grupo polifilético Grupo com dois ou mais ancestrais, mas não incluindo o verdadeiro ancestral em comum de todos seus integrantes.

Grupos-irmãos Dois *taxa* que são os parentes mais próximos um do outro.

Hábito Aparência geral de uma planta, seja árvore, arbusto, liana, erva, etc.

Haplóide Com um complemento cromossômico completo no núcleo.

Haustório Raiz especializada das plantas parasíticas que penetra em outra planta e absorve água e nutrientes.

Hemiparasita Planta parasítica verde e capaz de produzir pelo menos parte dos seus carboidratos, mas que apresenta a conexão haustorial com outra planta através da qual obtém água e alguns carboidratos.

Herbáceo Não lenhoso; que morre (nas espécies anuais) ou fica em repouso (nas herbáceas perenes) no final da estação de crescimento.

Herbário Local onde uma coleção de plantas é armazenada, normalmente onde as plantas são prensadas, secas e montadas em uma cartolina, identificadas e etiquetadas com a localidade de proveniência, hábitat e data, de modo que posteriormente possam ser estudadas.

Heterofilia Variação na forma das folhas ao longo da vida da planta, por exemplo, folhas de sol ou sombra ou folhas adultas e juvenis.

Heteromórfico Que apresenta duas ou mais formas diferentes.

Heterosporado Que produz dois tipos de esporos; esporos pequenos (micrósporos) que originam gametófitos masculinos e, esporos geralmente grandes (megásporos) que originam gametófitos femininos.

Heterostilia Flores de diferentes indivíduos da mesma espécie apresentam dois ou três comprimentos diferentes de estilete, com freqüência o comprimento dos estames varia de modo inverso; trata-se de uma estratégia que promove a polinização cruzada.

Heterozigose Presença de dois ou mais alelos (formas moleculares de um gene em particular) em um mesmo indivíduo.

Hexaplóide Com seis complementos cromossômicos completos em uma célula.

Hibridização Processo de formação de um híbrido.

Híbrido Progênie de dois organismos que pertencem a diferentes espécies ou gêneros.

Hilo Cicatriz em uma semente que indica o ponto de conexão com o funículo, o pedúnculo do óvulo.

Hipanto Estrutura achatada, em forma de taça ou tubulosa na qual estão dispostos as sépalas, pétalas e estames (ver Figura 4.21). Esta estrutura geralmente é formada pelas bases fusionadas das peças periânticas e dos estames ou a partir de um receptáculo modificado; também é chamada de tubo floral.

Hipocótilo Região caulinar do embrião localizada abaixo dos cotilédones (ou cotilédone).

Hipocrateriforme Corola provida de um tubo floral fino e estreito que na porção distal se expande abruptamente, expondo os lobos.

Hipoderme Camada ou camadas de células diferenciadas abaixo da epiderme.

Hipógina Flor com peças periânticas e estames surgindo abaixo do ovário, portanto, o ovário é súpero (ver Figura 4.21).

Hirsuto Provido de pêlos longos e rígidos.

Híspido Provido de pêlo duro e áspero; eriçado.

Holoparasita Planta desprovida de clorofila e que obtém toda sua água e nutrientes a partir de outros indivíduos (hospedeiros) através de conexões haustoriais.

Holótipo Único espécime de uma espécie ou táxon infra-específico designado como tipo pelo autor do nome do táxon; ou o único exemplar designado pelo autor como tipo ou holótipo. O espécime que carrega o nome.

Homologia Semelhança devido à herança de um caráter através de um ancestral em comum.

Homônimo Nome de escrita idêntica ao nome de uma outra planta.

Homoplasia Semelhança devido a paralelismo ou reversão de estados de caráter.

Homosporado Que produz um único tipo de esporos, todos do mesmo tamanho e que gerarão gametófitos bissexuais.

Homozigose Presença de um único alelo (forma molecular de um gene em particular) em um mesmo indivíduo.

Identificação Determinação do nome de uma planta desconhecida.

Imbricado Que se sobrepõe, como as telhas de um telhado ou as escamas de um peixe.

Imparipinada Folha composta com um número ímpar de folíolos, isto é, com um folíolo terminal (ver Figura 4.5).

Inclusivas Propriedade das hierarquias de uma classificação, onde categorias menores ou grupos menos inclusivos estão contidas dentro de categorias superiores ou grupos taxonômicos mais inclusivos.

Incluso Dentro de outra estrutura, como os estames inclusos e ocultos dentro de uma corola, ou feixes esparsos de floema rodeados por xilema secundário.

Indeiscente Que não se abre.

Índice de consistência Medida do nível de homoplasia de um caráter (ou de todos os caracteres em um cladograma), igual ao número mínimo de mudanças possíveis dividido pelo número real de mudanças observadas na árvore (ou no comprimento total da árvore).

Índice de decaimento Número de passos adicionais requeridos para encontrar árvores (cladogramas) que não conectem determinados grupos de *taxa*.

Índice de retenção Medida aplicável a um caráter ou a todo um conjunto de caracteres de um cladograma e que indica (para uma determinada topologia) quanto da variação observada para o caráter reflete verdadeiras sinapomorfias; assim este índice é uma medida do quanto um caráter é informativo em termos filogenéticos.

Indumento Termo coletivo para os pêlos (ou tricomas) na superfície de uma planta.

Indúsio Dobra ou excrescência protetora que cobre os soros imaturos das samambaias e que se desenvolve na superfície abaxial da folha (ou fronde).

Inflorescência determinada Inflorescência cujo eixo foi transformado em uma flor, o que decorre no fim do desenvolvimento desse eixo.

Inflorescência indeterminada Inflorescência cujo eixo principal produz apenas flores laterais, ramos ou grupos de flores. As flores mais basais ou externas geralmente desabrocham em primeiro lugar e o eixo principal (e eixos laterais, quando presentes) geralmente se alonga durante o desenvolvimento das flores, sem produção de flores terminais.

Infrutescência Inflorescência madura, com flores substituídas por frutos.

Inserção das peças florais Padrão de inserção das peças florais no receptáculo.

Intectada Exina sem teto (camada mais externa separada das camadas mais internas por pequenas colunas) (ver Figura 4.49).

Intina Camada interna da parede do grão de pólen com duas camadas (ver Figura 4.49).

Introgressão Incorporação permanente de genes de uma espécie em outra através de hibridização e retrocruzamento extensivos.

Íntron Porção não-codificante de um transcrito gênico, removida antes da tradução em proteína.

Inulina Oligossacarídeo que contém cerca de 30 unidades de frutose (e possivelmente também algumas de glicose).

Invólucro Série de brácteas que rodeiam uma flor ou inflorescência.

Invólucros da semente Camada ou camadas externas e protetoras da semente, desenvolvidas a partir do(s) tegumento(s).

Involuto Com margens enroladas para dentro, em direção a superfície adaxial (ver Figura 4.14).

Iridóides Derivados de uma unidade terpênica simples, providos de nove ou dez carbonos.

Iridóides carbocíclicos Iridóides com dois sistemas de anéis, um deles completamente constituído por carbonos (ver página 98).

Isótipo Espécime duplicado do holótipo, sendo parte do mesmo indivíduo ou da mesma coleta que constitui o holótipo.

Labelo Pétala mediana do perianto de uma orquídea; elemento adaxial do verticilo de pétalas (que, devido à ressupinação da flor, na antese normalmente aparece em posição inferior) e diferenciada das outras peças periânticas pelo tamanho, forma ou coloração; em Zingiberales, o termo se aplica aos dois estaminódios grandes, petalóides e conatos que em conjunto formam uma estrutura petalóide conspícua.

Lactona sesquiterpênica Tipo de molécula terpenóide, conhecida principalmente para Asteraceae.

Lacuna foliar Interrupção parenquimatosa do tecido vascular secundário das angiospermas deixada pela passagem de feixes vasculares (ou traços) em direção às folhas; assim, uma região trilacunar apresentará três lacunas deixadas pela passagem de três feixes vasculares.

Lâmina Parte achatada e fotossintética da folha (ver Figura 4.3) ou dos folíolos, no caso de folhas compostas.

Lanceolado Estreitamente ovado a estreitamente elíptico; o termo é ambíguo e sua utilização não é recomendada.

Lanuginoso Lanoso, com pêlos longos um tanto enredados.

Laticífero Célula ou série de células tubulosas, ramificadas ou não, contendo látex.

Legume Fruto geralmente seco e alongado derivado de um único carpelo e que em geral apresenta deiscência explosiva ao longo de duas suturas longitudinais; o tipo de fruto mais freqüente nas Fabaceae.

Lema A mais externa ou inferior dentre as duas brácteas que rodeiam a flor das gramíneas.

Lenhoso De textura rígida (contendo xilema secundário).

Lenticela Protuberância verrucosa na superfície do caule e que está envolvida no intercâmbio gasoso.

Leptosporângio Esporângio pedunculado cujas paredes apresentam uma célula de espessura (e, na maioria das samambaias, uma fileira de células especializadas, o ânulo).

Liana Planta lenhosa trepadeira.

Ligações peptídicas Ligações que unem os aminoácidos em uma proteína.

Lígula Projeção adaxial no ápice de uma bainha foliar, como em Zingiberaceae e Poaceae.

Linear Longo e muito estreito; isto é, estreitamente oblongo.

Linha filética Mudança gradual de um caráter em uma árvore evolutiva (cladograma).

Linhagem Seqüência de populações descendentes de um ancestral em comum.

Litocisto Célula expandida contendo um cistólito (uma concreção grande, em forma de cristal).

Lobado que apresenta projeções grandes e arredondadas ao longo da margem (ver Figura 4.12).

Lóculo Compartimento, cavidade ou câmara dentro do ovário ou da antera.

Lodículas Peças periânticas reduzidas, em Poaceae.

Lomento Fruto seco e esquizocárpico derivado de um único carpelo e que se quebra transversalmente em segmentos unisseminados.

Macroblasto Ramo com entrenós longos; este termo se aplica apenas em plantas onde o comprimento dos entrenós é claramente bimodal e tanto macroblastos quanto braquiblastos (com entrenós curtos) estão presentes.

Mangue Árvore tropical que cresce em regiões costeiras ou estuários, sob a influência das marés e que apresentam diversas adaptações tais como tolerância ao sal, viviparidade ou desenvolvimento de raízes-escora. A palavra também se aplica à comunidade dessas árvores em uma região.

Marcescente Que murcha, mas permanece na planta.

Margem crenada Margem com dentes arredondados (ver Figura 4.12).

Margem denteada Com dentes grossos, perpendiculares à margem (ver Figura 4.12).

Margem duplamente serreada Margem com dentes grossos que, por sua vez, apresentam dentes menores (ver Figura 4.12).

Margem inteira Provido de margem lisa, sem dentes (ver Figura 4.12).

Margem serreada Margem com dentes como de serra.

Marinho Encontrado na água do mar (e não na água doce).

Mecanismo de isolamento Mecanismo que previne o fluxo gênico entre espécies próximas.

Mecanismo de polinização por êmbolo Mecanismo de apresentação secundária do pólen no qual o estilete modificado remove o pólen das anteras (com deiscência introrsa) e o apresenta aos polinizadores. Este mecanismo ocorre nas flores de integrantes de Campanulaceae, Asteraceae e outras poucas famílias.

Mecanismos de isolamento reprodutivo Qualquer atributo herdável que previne a reprodução entre uma ou mais populações geneticamente divergentes.

Medula Tecido macio no centro de um caule, geralmente consistindo em células mais ou menos isodimétricas.

Megáfilo Folha grande em que se acredita que tenha evoluído por aplanamento e interconexão de um sistema de ramos laterais, característica das samambaias e plantas com sementes e que formam lacunas no sistema vascular central (ou estelo).

Megagametófito Gametófito feminino, por exemplo, o saco embrionário das angiospermas.

Megasporângio Estrutura multicelular produtora dos megásporos.

Megásporo Esporo que germina e produz um gametófito feminino (megagametófito).

Meiose Processo de divisão nuclear em dois passos, o qual reduz o número cromossômico de uma célula pela metade (número haplóide).

Membranoso Fino, tenro e flexível, como uma membrana; também chamado membranáceo.

-mera A estrutura numérica de uma flor. Assim, uma flor de *Lilium* é 3-mera e uma flor de *Geranium* é 5-mera.

Mericarpo Segmentos com uma ou poucas sementes de um esquizocarpo.

Meristema apical Grupo de células em divisão no ápice em crescimento de um caule ou raiz.

Metabólitos primários Moléculas que fazem parte essencial das rotas metabólicas de um organismo.

Metabólitos secundários Diversos compostos secundários de importância ecológica.

Micorriza Associação simbiótica entre diversos fungos e raízes de plantas vasculares.

Microespécies Séries de populações minimamente diferenciadas derivadas de reprodução uniparental (por autopolinização ou por reprodução assexuada).

Micrófilo Folha pequena provida de uma única nervura e não associada com uma lacuna foliar no sistema vascular central (estelo); característica das licopodiófitas.

Microgametófito Gametófito masculino.

Micromorfologia Estudo das estruturas diminutas e caracteres superficiais que são mais bem observados com o auxílio de microscopia eletrônica de varredura.

Micropêlo Pêlo diminuto, bicelular, encontrado nas folhas da maioria das Poaceae.

Microsporângio Esporângio que produz micrósporos.

Micrósporo Esporo que germina e produz um gametófito masculino.

Microsporócito Célula que através da meiose origina os micrósporos ou pólen.

Mitose Divisão nuclear que mantém o número cromossômico parental nas células-filhas e que é a base do aumento de tamanho e da reprodução assexual nas plantas.

Mônade Em geral, um único grão de pólen, livre dos outros.

Monocolpado Grão de pólen com uma única abertura longa, em forma de sulco (ver Figura 4.47).

Monografia Estudo taxonômico compreensivo de um determinado grupo taxonômico, incluindo chaves, descrições, ilustrações, mapas de distribuição, etc.

Monóica Flores estaminadas e carpeladas separadas e produzidas em indivíduos diferentes.

Monoporado Grão de pólen provido de uma única abertura em forma de poro (ver Figura 4.47).

Monossulcado Grão de pólen com uma única e longa abertura como sulco, situada na região polar (ver Figura 4.47).

Monotélica *Ver* Inflorescência determinada.

Morfologia Estudo da forma e estrutura (especialmente externa) dos seres vivos.

Mucilagem Fluido pegajoso freqüentemente composto por polissacarídeos.

Multivalente Agrupamento (sinapse) de três ou mais cromossomos em uma célula durante a meiose.

Mutação Uma mudança herdável na estrutura molecular do DNA.

Mutação pontual Mudança em um único nucleotídeo de um segmento de DNA.

Natural Referente a classificações ou relações, algo que está de acordo com o que um determinado autor julga ser natural; um termo muito utilizado, porém sem utilidade.

Nectário Glândula produtora de néctar, com freqüência formando projeções, lobos ou estruturas em forma de disco.

Nectário extrafloral Estrutura secretora de néctar disposta em uma estrutura não-floral, tal como uma folha, estípula, caule, bráctea ou eixo de inflorência.

Nectário septal Tecido secretor de néctar localizado nos septos de um ovário, como em muitas monocotiledôneas.

Neo-espécie Espécie que surgiu recentemente.

Nervura Feixe vascular geralmente macroscópico, como nas folhas.

Nervura mediana Nervura central em uma folha ou outro órgão (parte).

Nervura primária Nervura mediana de uma estrutura apendicular (folha, bráctea, pétala, etc.) (na venação peninérvea) ou uma dentre muitas nervuras igualmente proeminentes que surgem da base de uma estrutura apendicular (venação palmada).

Nervura secundária Nervura que se ramifica a partir de uma nervura primária.

Nervura terciária Nervuras que se ramificam a partir de uma nervura secundária e que tipicamente possuem padrão em forma de rede (reticulado) ou de escada (escalariforme) na folha.

Nervura terciária percorrente Nervura terciária que interliga as nervuras secundárias em um padrão semelhante a uma escada (ver Figura 4.6); com freqüência chamado de padrão escalariforme.

Nervura terciária reticulada Nervura terciária que forma um padrão em forma de rede (ver Figura 4.6).

Nexina Região interna da exina do pólen, composta de uma camada basal e da endexina (ver Figura 4.49).

Nó Região do caule onde estão dispostas folhas e gemas (ver Figura 4.2).

Nó multilacunar Nó com cinco ou mais lacunas foliares (ver Figura 4.34).

Nó trilacunar Nó com três lacunas foliares (ver Figura 4.34).

Nó unilacunar Nó com uma única lacuna foliar (ver Figura 4.34).

Nome científico Nome latino de um táxon, de acordo com as regras do Código Internacional de Nomenclatura Botânica (ou outros códigos nomenclaturais).

Nome comum Nome local de uma planta em uma linguagem, cultura ou sociedade onde ela ocorre; também chamado de nome popular.

Nomenclatura binomial Sistema para dar nome aos seres vivos desenvolvido por Linneu, em que o nome de cada espécie é composto por duas palavras, o nome genérico (um substantivo) e o epíteto específico (um adjetivo ou nome por aposição), por exemplo, *Acer rubrum*.

Nomenclatura biológica Conjunto de regras para conferir nome aos seres vivos, como indicado pelos códigos de nomenclatura.

Nomenclatura botânica Conjunto de regras para nomear plantas, como indicadas pelo Código Internacional de Nomenclatura Botânica.

Nominal Táxon infra-específico que contém o tipo de uma espécie; com freqüência chamado de "variedade típica".

Noz Fruto relativamente grande, indeiscente e seco com parede espessa e de consistência óssea rodeando a única semente.

Nucelo Em angiospermas, outro nome para a parede do esporângio dentro do óvulo.

Núcleos polares Dois núcleos situados no meio do gametófito feminino (saco embrionário) das angiospermas e que se fusionam com um núcleo espermático para formar o núcleo primário do endosperma e, eventualmente, do endosperma.

Nucleotídeo Composto orgânico pequeno com uma açúcar de cinco carbonos, uma base nitrogenada e um grupo fosfato; a unidade estrutural dos ácidos nucléicos (DNA e RNA).

Número cromossômico básico Número ancestral haplóide inferido para um táxon, geralmente indicado pela letra "*x*", na forma "*x* =".

Número de coleta Número designado a um espécime de planta preservado, em geral outorgado pelo coletor.

Oblíquo Que apresenta lados desiguais ou uma base assimétrica.

Oblongo Com os lados paralelos ou quase paralelos ao longo do comprimento (ver Figura 4.9).

Obovado Mais largo na proximidade do ápice, isto é, a metade terminal mais larga do que a metade basal (ver Figura 4.9).

Ócrea Bainha ou tubo nodal formada pelas estípulas, característica das Polygonaceae.

Óleos de mostarda Compostos picantes e pungentes que resultam da hidrolisação de glucosinolatos em Brassicales.

Óleos essenciais Produtos secundários vegetais oleosos, aromáticos e altamente voláteis, contendo monoterpenóides e sesquiterpenóides (e outros compostos aromáticos), com freqüência em glândulas pelúcidas.

Oosfera Gameta feminino das embriófitas, não móvel, geralmente maior que o gameta masculino, formado em um arquegônio ou por um gametófito feminino reduzido.

Operculado Que se abre por um opérculo ou capuz.

Opostas Par de folhas ou outras estruturas dispostas ao longo do caule de modo que estão posicionadas nos lados opostos (ver Figura 4.4).

Ordem Categoria taxonômica abaixo de classe e acima de família; em classificações filogenéticas, um grupo monofilético de famílias.

Ordenar Determinar a seqüência em que três ou mais estados de caráter se originaram.

Ortotrópico Que cresce ereto.

OTU *Ver* Unidade Taxonômica Operacional.

Ovado Mais largo próximo da base; isto é, com a região mais larga próxima da região de inserção (ver Figura 4.9).

Ovário A parte de um carpelo (ou de muitos carpelos fusionados) que porta os óvulos.

Ovário ínfero Ovário posicionado abaixo do ponto de inserção das outras partes florais e que, portanto, parecem surgir no ápice deste.

Ovário súpero Ovário que surge acima do ponto de inserção das outras partes florais (ver Figura 4.21).

Óvulo Estrutura nas plantas com sementes que compreende o gametófito feminino, o esporângio, um, dois ou raramente três tegumentos e um funículo (pedúnculo); após a fertilização, desenvolve-se na semente (ver Figuras 4.16, 4.17, 4.40).

Óvulo anátropo Óvulo invertido e fusionado ao funículo (pedúnculo) de modo que a micrópila (abertura) está situada próxima do funículo (ver Figura 4.40).

Óvulo campilótropo Óvulo que se encontra curvado de modo que a micrópila está situada próxima do funículo (ver Figura 4.40).

Óvulo hemítropo Óvulo semi-invertido, de modo que o funículo fica próximo da região mediana, com a micrópila formando um angulo reto.

Óvulo ortótropo Óvulo ereto, com a micrópila no ápice e o funículo na base (ver Figura 4.40).

Oxalato de cálcio Ácido oxálico (H_2OCCO_2H) associado com cálcio, com freqüência ocorre em tecidos vegetais como drusas ou rafídeos.

Pálea Bráctea superior ou mais interna dentre as duas brácteas que rodeiam a flor das gramíneas; possivelmente trata-se de uma bractéola/profilo.

Palinologia Estudo da forma e estrutura do pólen e dos esporos.

Panícula Inflorescência indeterminada com duas ou mais ordens de ramificação, cada eixo portando flores ou eixos de ordem superior (ver Figura 4.30).

Pantoporado Grão de pólen com muitas aberturas como poros.

Papiloso Coberto por projeções curtas e arredondadas em forma de mamilo (papilas).

Papiráceo Com textura de papel.

Papus Cálice muito modificado composto de espinhos, escamas, pêlos ou finas aristas, como em muitos integrantes de Asteraceae.

Paracítico Estômato rodeado por duas células subsidiárias paralelas às células-guarda (ver Figura 4.36).

Paracítico Estômato rodeado por uma única célula subsidiária (ver Figura 4.36).

Paralelismo Origem separadas para o mesmo estado de caráter em dois (ou mais) organismos.

Para-tetracítico Estômato rodeado por quatro células subsidiárias, duas delas paralelas às células-guarda e o outro par tendo posição polar e tamanho menor.

Parcimônia Aceitação da hipótese mais simples (considerando as premissas) que pode explicar os dados.

Parcimônia de Dollo Premissa em parcimônia que permite um único evento evolutivo de ganho e muitos eventos possíveis de perda.

Parcimônia de Ficht Algoritmo de parcimônia que trata todos os estados de caráter como não-ordenados.

Parcimônia de Wagner Tipo de parcimônia utilizada em análises cladísticas nas quais todos os caracteres são tratados como ordenados.

Pareada Chave dicotômica na qual há um par de escolhas ou dilemas opostos.

Paripinada Folha composta, pinada, com um número par de folíolos, isto é, desprovida de folíolo terminal (ver Figura 4.5).

Partenogênese Desenvolvimento do embrião a partir de um gameta feminino não-fertilizado.

PCR Reação em cadeia da polimerase, uma técnica de laboratório pela qual muitas cópias de uma seqüência de DNA podem ser replicadas por meio de um procedimento enzimático.

Peças florais livres Peças florais não-fusionadas.

Pecíolo Pedúnculo da folha (ver Figura 4.3).

Pecíolulo Pedúnculo de um folíolo.

Pedicelo Pedúnculo de uma flor em uma inflorescência (ver Figura 4.28).

Pêlo Projeção da epiderme com forma, estrutura e função variada (ver Figura 4.15); com freqüência é chamado de tricoma.

Pêlo bisseriado Pêlo composto por duas séries de células.

Pêlo estrelado Pêlo com ramos irradiando para fora, como os raios de uma estrela.

Pêlo multicelular Pêlo composto por muitas células.

Pêlo multisseriado Pêlo composto por muitas fileiras de células.

Pêlo não-glandular Pêlo que não produz secreções.

Pêlo simples Pêlo não-ramificado.

Pêlo unicelular Pêlo composto por uma única célula (ver Figura 4.15).

Pêlo unisseriado Pêlo composto por uma única fileira de células (ver Figura 4.15).

Pêlos combretáceos Pêlos de paredes espessas, com ápice pontiagudo e afiado e base bulbosa que parecem bicelulares devido à presença de uma membrana de celulose côncava ou cônica na parede celular.

Pêlos dendríticos Pêlos com um padrão de ramificação arborescente (ver Figura 4.15).

Pêlos em forma de T Pêlos ramificados na forma da letra T (ver Figura 4.15).

Pêlos glandulares Pêlos que apresentam uma cabeça ou expansão secretora no ápice (Figura 4.15).

Peltado Estrutura achatada ligada a outra pela sua superfície, e não pela margem ou base, como um guarda-chuva.

Pêndulo Dirigido para baixo.

Perene Planta que vive por três anos ou mais e que floresce e frutifica repetidas vezes.

Perfuração areolada Perfuração no xilema cuja cavidade está total ou parcialmente delimitada por uma projeção (aréola) da parede celular.

Perianto Termo coletivo para todas as sépalas e pétalas, ou todas as tépalas (quando cálice e corola não são diferenciáveis) de uma flor (ver Figura 4.16).

Pericarpo Parede do fruto maduro.

Perigínio Profilo urceolado ou em forma de saco que rodeia as flores carpeladas de algumas Cyperaceae (p. ex., *Carex*).

Perisperma Tecido nutritivo diplóide nas sementes de algumas angiospermas, derivado da parede do esporângio (nucelo).

Pesagem Designação de importância diferencial para determinados caracteres em análises fenéticas ou cladísticas.

Pétala Integrante do verticilo periântico interno, geralmente colorido para atrair polinizadores (ver Figura 4.16).

Petalóide Com aspecto e função de pétala, seja uma sépala, tépala, estaminódio ou pistilódio.

Piloso Que apresenta pêlos esparsos, longos, finos e macios.

Pin Morfo floral de estilete longo em algumas espécies com heterostilia.

Pirênio *Ver* Caroço.

Pistilo Região da flor que carrega os óvulos, formada por um ou mais carpelos (ver Figura 4.19).

Pistilódio Pistilo estéril.

Placa de perfuração Área da parede celular em que se conectam dois elementos de vaso.

Placa de perfuração escalariforme Uma "placa" na parede celular de um elemento de vaso com várias a muitas barras, como em uma escada, e aberturas entre elas.

Placenta Local ou parte do ovário onde os óvulos estão inseridos.

Placenta intrusiva Placenta que se estende dentro do lóculo do ovário (ver Figura 4.22).

Placentação Arranjo dos óvulos dentro do ovário.

Placentação apical Óvulo ou óvulos ligados no ápice do ovário (ver Figura 4.22).

Placentação axial Óvulos ligados ao eixo central de um ovário com dois ou mais lóculos (ver Figura 4.22).

Placentação basal Óvulo ou óvulos ligados na base do ovário (ver Figura 4.22).

Placentação central livre Óvulos ligados a um eixo ou coluna central livre, no meio de um ovário unilocular (ver Figura 4.22).

Placentação parietal Óvulos inseridos na parede do ovário (ver Figura 4.22).

Plagiotrópico Que cresce horizontalmente.

Plano Achatado, como utilizado para as margens foliares (ver Figura 4.12).

Planta Qualquer integrante do clado das plantas verdes; isto é, organismos com parede celular com celulose, clorofila *a* e *b*, cloroplasto rodeado por duas membranas, amido como carboidrato de reserva e, freqüentemente, com a presença de células com dois flagelos anteriores em forma de chicote; outros eucariontes fotossintéticos não são plantas.

Planta acaule Planta aparentemente sem caule; às vezes o caule é subterrâneo.

Planta C3 Planta que apresenta uma via fotossintética em que o primeiro intermediário após a fixação do dióxido de carbono é o composto de três carbonos fosfoglicerato.

Planta C4 Planta que apresenta uma via fotossintética em que o primeiro intermediário após a fixação do dióxido de carbono é o composto de quatro carbonos oxaloacetato.

Planta caulescente Planta com um caule evidente.

Planta sempre verde Planta que apresenta folhas ao longo do ano todo.

Plasmodesmos Poros e conexões associadas de citoplasma que atravessam a parede celular primária e conectam duas células adjacentes.

Plastídio-P Plastídio dos elementos de tubos crivados que acumula proteínas (ou proteínas e amido) na forma de filamentos ou cristalóides.

Plastídio do tipo S Plastídio nos elementos de tubos crivados que acumula amido.

Plesiomorfia Estado de caráter ancestral; também chamado de estado de caráter plesiomórfico.

Pleurograma Linha fina, em formato de U, ou região mais ou menos circular ou como sulco na testa da semente de algumas Fabaceae.

Plicado Dobrado como um leque (ver Figura 4.14).

Pneumatóforos Raízes especializadas dos mangues e outras espécies de áreas alagadas envolvidas em processos de intercâmbio gasoso.

Polarização de estados de caráter Determinação da direção das mudanças de estado de caráter, isto é, a determinação de qual estado é ancestral e qual é derivado.

Pólen Micrósporo contendo um gametófito masculino; nas angiospermas, germina originando um tubo polínico que transporta rapidamente o gameta masculino para o óvulo (e a oosfera).

Pólen sulcado Grão de pólen provido de um sulco.

Poliacetilenos Compostos não-nitrogenados formados pela união de unidades de acetato através de ácidos graxos.

Políade Pequeno agrupamento de grãos de pólen.

Policolpado Grão de pólen com muitas aberturas longas e sulcadas (ver Figura 4.47).

Policolporado Grão de pólen com muitas aberturas sulcadas, cada uma delas com um poro central (ver Figura 4.47).

Polígamo Com flores unissexuais e bissexuais na mesma planta.

Polínea Massa de grãos de pólen transportada como uma unidade pelos polinizadores, como em muitas Orchidaceae e Apocynaceae.

Polinização Transferência de pólen entre a antera e o estigma de um mesmo indivíduo (autopolinização) ou entre indivíduos diferentes (polinização cruzada).

Polinização cruzada Transferência do pólen de uma flor de um indivíduo para a superfície estigmática da flor de outro indivíduo.

Polipeptídeo Polímero de aminoácidos.

Poliploidia Com três ou mais complementos cromossômicos completos em uma célula.

Poliporado Grão de pólen com muitas aberturas em forma de poros.

Polissacarídeo Polímero de açúcares.

Politélica *Ver* Inflorescência indeterminada.

Polocítico Estômato com células-guarda parcialmente rodeadas por uma única célula subsidiária (ver Figura 4.36).

Pomo Fruto indeiscente com a região externa macia e a região interna contendo estruturas cartilaginosas ou papirosas envolvendo as sementes; fruto característico das maçãs, peras e outros integrantes de Rosaceae, subfam. Spiraeoideae, tribo Pyreae, subtribo Pyrinae.

População Indivíduos de uma dada localidade que formam uma única comunidade reprodutiva.

Poro Abertura pequena, geralmente circular, radial ou elíptica.

Prensa Conjunto contendo peças de madeira, correias, corrugados e papel secante utilizado para secar espécimes de plantas.

Prensa de campo Conjunto contendo peças de madeira, correias ou cordas, corrugados e folhas de jornal utilizado para prensar e transportar espécimes de plantas no campo.

Primórdio Órgão (parte de uma planta) ou conjuntos organizados de células nos seus primeiros estágios de desenvolvimento.

Profilo Folha ou folhas basais de ramos axilares, em geral duas e laterais, mas nas monocotiledôneas é uma, com freqüência apresentando duas quilhas ou carenas.

Protandria Maturação das anteras e liberação do pólen antes que os estigmas se tornem receptivos (em uma flor bissexual ou em um indivíduo monóico).

Proteína Qualquer uma das numerosas moléculas orgânicas compostas por aminoácidos e mantidas juntas em cadeias.

Protoginia Maturação dos estigmas antes que o pólen seja liberado (em uma flor bissexual ou em um indivíduo monóico).

Pseudobulbo Estrutura caulinar de reserva encontrada em muitas orquídeas; pode ser formada por um único entrenó (geralmente intumescido) ou por uma sucessão de nós e entrenós com ou sem suas respectivas folhas.

Pseudogene Gene não-funcional.

Ptyxia Forma em que uma folha ou peça periântica está dobrada na gema ou no botão.

Pubérulo Que apresenta pêlos curtos e diminutos.

Pubescente Coberto com pêlos curtos e macios ou, de um modo mais geral (como utilizado neste livro), apresentando pêlos de qualquer tipo.

Publicação efetiva Publicação em um livro ou revista científica, como determinado pelo Código Internacional de Nomenclatura Botânica.

Publicação válida Publicação de nomes científicos de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura Botânica (ver página 550).

Pulvino Porção intumescida do pecíolo (ou peciólulo) envolvido em movimentos foliares, geralmente posicionada na base do pecíolo, mas às vezes disposta na região apical deste (ver Figura 4.3).

Quilha Conjunto de duas pétalas abaxiais de Fabaceae, subfam. Faboideae; o termo também é utilizado para pétalas de formato similar em outras famílias, como em Polygalaceae.

Raça População geograficamente definida ou agregados de populações que diferem morfologicamente de outros agregados similares da mesma espécie; com freqüência tratada como a categoria taxonômica de subespécie ou como variedade.

Racemo Inflorescência simples e indeterminada com um único eixo e que porta flores pediceladas (ver Figura 4.30).

Radícula Raiz embrionária.

Rafe Porção do funículo de um óvulo que está fusionada com o tegumento, geralmente representada por uma elevação.
Rafídeos Cristais com formato de agulha que ocorrem densamente agrupados em feixes.
Raio *Ver* Raio do lenho.
Raio do lenho Agregado de células em formato de faixa que se estende radialmente no xilema secundário ou lenho.
Raiz Parte do eixo de uma planta que carece de nós e folhas, de ramificação geralmente irregular e subterrânea.
Raiz carnosa Raiz espessa, com tecidos de reserva que estocam água ou carboidratos.
Raiz coralóide Raiz curta, espessa e muito ramificada, com aparência semelhanteàa dos corais.
Raiz pivotante Raiz principal das angiospermas, em geral engrossada e dirigida para baixo; às vezes abortiva.
Raiz aérea Raiz que ocorre acima do nível do solo ou da água.
Raiz escora Raiz que se desenvolve na base de um caule ou tronco e que auxilia na sustentação da planta.
Raízes fibrosas Sistema radicular com raiz de espessura aproximadamente igual, com freqüência bem ramificada, a raiz primária (pivotante) ausente ou inconspícua.
Ramificação dicotômica Ramificação por divisão do meristema ou célula apical, formando dois ramos iguais ou desiguais.
Ramo Subdivisão de um caule.
Ramo axilar Ramo que se desenvolve a partir de uma gema axilar.
Ramo monopodial Ramo formado pela ação de um único meristema apical.
Ramo proléptico Ramo axilar que se desenvolve a partir de uma gema que apresenta um período de dormência, com freqüência provido de cicatrizes de escamas na base.
Ramo siléptico Ramo axilar que se alonga ao mesmo tempo que o caule no qual está disposto; assim, com freqüência o ramo carece de cicatrizes de gemas basais, mas apresenta um primeiro entrenó alongado.
Ramo simpodial Ramo formado pela ação de uma série de gemas axilares.
RAPD DNA polimórfico aleatoriamente amplificado.
Raque Eixo principal de uma estrutura, tal como uma folha ou inflorescência.
Reação em cadeia da polimerase *Ver* PCR.
Receptáculo Eixo que porta as partes florais (ver Figura 4.16).
Recurvado Curvado para trás.
Reduplicado Dobrado para baixo, de modo que a superfície abaxial fica entre as dobraduras.
Reflexo Fortemente curvado para trás ou para baixo.
Reino Maior categoria taxonômica (e mais inclusiva) no sistema hierárquico linneano.
Replo Anel persistente e modificado (placenta modificada) do fruto de muitas Brassicaceae e Papaveraceae.
Reprodução assexual *Ver* Apomixia.
Resinas Hidrocarbonetos aromáticos e pegajosos que endurecem quando oxidados.
Ressupinado Girado 180 graus.
Retináculo Funículo marcadamente espessado, associado com a semente da maioria das Acanthaceae e que ejeta as sementes após a deiscência das cápsulas.
Retrocruzamento Hibridização entre indivíduos de uma F_1 híbrida com integrantes de qualquer uma das espécies parentais.
Reversão Caráter derivado que se reverte à condição ancestral.
Revisão taxonômica Estudo taxonômico similar a uma monografia, porém menos abrangente e geralmente incluindo chaves, descrições, ilustrações e mapas de distribuição para um táxon em particular.
Revoluto Enrolado em direção à superfície abaxial (ver Figura 4.12).
Ribossomo Complexo de RNA ribossomal e proteínas que sintetiza proteína a partir de um molde de RNA mensageiro.
Rizoma Caule horizontal, com freqüência subterrâneo ou na superfície do solo e que carrega folhas escamiformes; com freqüência chamado de estolão quando disposto acima da superfície e provido de entrenós alongados.
Rotado Em forma de roda ou disco.
S. l. *Ver* Sensu lato.
S. s. *Ver* Sensu stricto.
Sacado Em forma de saco ou bexiga.
Saco embrionário Gametófito feminino das angiospermas (plantas com flores).
Saco polínico Câmaras na antera (do estame) que contém o pólen.
Vesículas aeríferas Apêndices em forma de saco ou bexiga nos grãos de pólen de algumas coníferas.
Sâmara Fruto alado, seco e indeiscente e que contém uma única semente (raramente duas).
Secador de plantas Aparelho em forma de caixa ou mesa no qual se suspende uma prensa acima de uma fonte de calor.
Seco-iridóides Compostos iridóides que carecem de um anel carbocíclico.
Semente Produto do óvulo após a fertilização, compreendendo o embrião, seus tecidos nutritivos e invólucros.
Semente exalbuminosa Semente madura desprovida de endosperma.
Sensu lato (s. l.) Em sentido amplo, com uma interpretação ampla ou geral.
Sensu stricto (s. s.) Em sentido estrito; com uma interpretação restrita.
Sépala Um integrante do verticilo periântico externo, quando os verticilos florais são diferenciados, geralmente verdes e protegendo as partes internas no botão (ver Figura 4.16).
Septo Partição ou tabique de um ovário.
Seríceo Sedoso, em geral com pêlos longos, finos e adpressos.
Séssil Desprovido de pedúnculo.
Sexina Parte externa da exina de um grão de pólen.
Sicônio Fruto múltiplo e acessório, característico de espécies de figueiras (*Ficus*, Moraceae).
Sílica Dióxido de silício; SiO_2.
Síliqua Fruto derivado de um gineceu bicarpelar, no qual as duas metades se abrem através de uma partição persistente (na borda da qual estão ligadas as sementes); na literatura em inglês, às vezes o conceito é restrito para frutos deste tipo em que o comprimento é duas vezes ou maior que a largura, e frutos menores são chamados de *silícles*.
Simetria bilateral Divisível em duas partes iguais por meio de um único plano de simetria; uma flor nesta condição também é denominada **zigomorfa** (ver Figura 4.18).
Simetria birradial Divisível em duas metades iguais por meio de dois planos de simetria; comparar com Simetria radial.
Simetria radial Divisível em duas metades iguais por meio de dois ou mais planos de simetria (ver Figura 4.18); um objeto com esta simetria também é chamado de actinomorfo.
Simetria zigomorfa *Ver* Simetria bilateral.
Simpátricos Que ocorre na mesma área ou região geográfica.
Simplesiomorfia Estado de caráter ancestral compartilhado.
Sinandro Que apresenta os estames fusionados.
Sinapomorfia Estado de caráter derivado compartilhado.
Sincárpico Carpelos fusionados formando um pistilo composto.
Sincolpado Condição resultante da fusão dos colpos em um grão de pólen.

CRÉDITOS DAS FOTOGRAFIAS

Fotografias não listadas aqui recebem o crédito junto à legenda da figura.

Capítulo 1

FIGURA 1.2: Amora do mato, ©AtWaG/istockphoto.com; framboesas, Cristopher S. Campbell; cerejas, © dirkr/istockphoto.com

FIGURA 1.8: Cortesia de Melissa Luckow

FIGURA 1.9: *Adansonia gibbosa*, © dfwalls/Alamy; *A. digitata*, Elizabeth A. kellogg; *A. grandieri*, © Nick Garbutt/naturepl.com

Capítulo 3

Foto de Arthur Cronquist, cortesia de The LuEsther T. Mertz Library do New York Botanical Garden, Bronx, New York

Fotografia de Emil Hans Willi Hennig, cortesia de Bernd Hennig

Capítulo 4

FIGURA 4.24: © Michael e Patricia Fogden/Minden Pictures

Capítulo 6

FIGURA 6.5: © Dr. Merlin D. Tuttle/Photo Researchers, Inc.

FIGURA 6.18A,B: Christopher S. Campbell

FIGURA 6.29: Christopher S. Campbell

Capítulo 8

FIGURA 8.1A: Walter S. Judd

FIGURA 8.2A: Water S. Judd

FIGURA 8.7A: © David Sieren/Visuals Unlimited

FIGURA 8.20: Walter S. Judd

FIGURA 8.22: David McIntyre

APÊNDICE 1

FIGURA 1: Walter S. Judd

PRANCHAS COLORIDAS, CAPÍTULOS 8 E 9

PRANCHA 8.1: Samambaias Leptosporangiadas
(A) David McIntyre; (B) J. Richard Abbot; Kurt M. Neubig; (D, E) David McIntyre; (F) Walter S. Judd (hábito), Barbara S. Carlsward (folha fértil); (G) Walter S. Judd

PRANCHA 8.2: Gimnospermas: Coniferales
(A–C) David McIntyre; (B) J. Richard Abbot; (E, F) Walter S. Judd; (G) Christopher S. Campbell

PRANCHA 9.1: O Grado ANITA
(A) Kenneth R. Robertson, (B) Peter K. Endress (ambas as imagens); (C) Walter S. Judd (frutos & folhas), J. Richard Abbott (flores); (D) Walter S. Judd

PRANCHA 9.2: Magnolídeas
(A) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (B) Kenneth R. Robertson; (C) Walter S. Judd; (D) J. Richard Abbott; (E) Reuben E. Judd; (F–I) Walter S. Judd; (J) Scott Zona

PRANCHA 9.3: Monocotiledôneas Alismatales e Liliales
(A) Kenneth R. Robertson; (B) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (C–D) Walter S. Judd; (E) J. Dan Skean, Jr; (F–H) Walter S. Judd; (I) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent

PRANCHA 9.4: Monocotiledôneas Asparagales
(A) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (B) Walter S. Judd (ambas as imagens); (C) Walter S. Judd; (D) Walter S. Judd (ambas as imagens); (E) J. Richard Abbott; (F) Walter S. Judd; (G) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (H) J. Richard Abbott

PRANCHA 9.5: Monocotiledôneas Poales
(A–F) Walter S. Judd; (G) Gretchen M. Ionta; (H) Walter S. Judd; (I) Reuben E. Judd

PRANCHA 9.6: Eudicotiledôneas: Ranunculales e Proteales
(A) J. Richard Abbott; (B) Christopher S. Campbell; (C–G) Walter S. Judd

PRANCHA 9.7: Eudicotiledôneas: Caryophyllales
(A) J. Richard Abbott; (B) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent (ambas as imagens); (C) Kenneth R. Robertson; (D) Walter S. Judd; (E) Kenneth R. Robertson (ambas as imagens); (F) Walter S. Judd; (G) Kenneth R. Robertson; (H) Walter S. Judd

PRANCHA 9.8: Eudicotiledôneas: Santalales e Saxifragales
(A, B) Daniel L. Nickrent; (C, D) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (E) Daniel L. Nickrent; (F) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (G, H) Barbara S. Carlsward

PRANCHA 9.9: Eudicotiledôneas: Geraniales, Zygophyllales, Oxalidales e Celastrales
(A) Walter S. Judd; (B) Scott Zona (ambas as imagens), (C) Walter S. Judd; (D, E) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent

PRANCHA 9.10: Eudicotiledôneas: Malpighiales
(A, B) Walter S. Judd; (C, D) J. Richard Abbott; (E) Walter S. Judd; (F) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent (imagem à esquerda), Walter S. Judd (imagem à direita); (G) Daniel L. Nickrent; (H) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (I) Walter S. Judd; (J) Barbara S. Carlsward; (K) J. Richard Abbott; (L) Walter S. Judd (imagem à esquerda), Barbara S. Carlsward (imagem à direita)

PRANCHA 9.11: Eudicotiledôneas: Fabales
(A) Walter S. Judd; (B) Reuben E. Judd; (C) Walter S. Judd; (D) Daniel L. Nickrent; (E) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (F) Walter S. Judd

PRANCHA 9.12: Eudicotiledôneas: Rosales
(A-G) Walter S. Judd; (H) Kenneth R. Robertson; (I) Kenneth R. Robertson; (J) Walter S. Judd

PRANCHA 9.13: Eudicotiledôneas: Cucurbitales e Fagales
(A, B): Walter S. Judd; (C) Kenneth R. Robertson (hábito), Walter S. Judd (bolotas, amentos estaminados); (D) Walter S. Judd (ambas as imagens); (E) J. Richard Abbott; (F) Walter S. Judd (ambas as imagens)

PRANCHA 9.14: Eudicotiledôneas: Myrtales
(A) Darin S. Penneys; (B, C) Walter S. Judd; (D) Kurt M. Neubig; (E-I) Walter S. Judd

PRANCHA 9.15: Brassicales e Malvales
(A) Walter S. Judd; (B) Daniel L. Nickrent; (C) Walter S. Judd; (D) Kenneth R. Robertson; (E) Walter S. Judd; (F) J. Richard Abbott (esquerda), Walter S. Judd (direita); (H) Walter S. Judd

PRANCHA 9.16: Eudicotiledôneas: Sapindales
(A) Kurt M. Neubig; (B) Walter S. Judd; (C) J. Dan Skean, Jr.; (D) Walter S. Judd; (E) Kenneth R. Robertson; (F) Walter S. Judd; (G) Walter S. Judd (esquerda), Scott Zona (direita); (H-J) Walter S. Judd

PRANCHA 9.17: Eudicotiledôneas: Cornales
(A-C) Kenneth R. Robertson, ((D, E) Walter S. Judd; (F) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent

PRANCHA 9.18: Eudicotiledôneas: Ericales
(A) Kenneth R. Robertson; (B) Scott Zona; (C-F) Walter S. Judd; (G) J. Richard Abbott; (H) Kurt M. Neubig; (I-K) Walter S. Judd; (L) J. Richard Abbott

PRANCHA 9.19: Eudicotiledôneas: Solanales
Todas as fotos de Walter S. Judd

PRANCHA 9.20: Eudicotiledôneas: Gentianales
(A) Walter S. Judd; (B) Kenneth R. Robertson & DAniel L. Nickrent; (C, D) Walter S. Judd; (E) Barbara S. Calrsward; (F) Scott Zona; (G, H) Walter S. Judd

PRANCHA 9.21: Eudicotiledôneas: Lamiales
(A) Margaret H. Stone; (B) Barbara S. Carlsward; (C) Margaret H. Stone; (D, E) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (F) Walter S. Judd; (G) J. Richard Abbott; (H) Scott Zona; (I) J. Dan Skean, Jr.; (J-M) Walter S. Judd; (N) Barbara S. Carlsward; (O) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent (ambas as imagens); (P) J. Richard Abbott

PRANCHA 9.22: Eudicotiledôneas: Aquifoliales e Apiales
(A) Walter S. Judd; (B) Scott Zona; (C) Kenneth R. Robertson; (D) Kurt M. Neubig (ambas as imagens); (E) Walter S. Judd; (F) Scott Zona; (G, H) Walter S. Judd

PRANCHA 9.23: Eudicotiledôneas: Dipsacales
(A) Michael J. Donoghue; (B) Walter S. Judd; (C) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (D) J. Richard Abbott; (E, F) Walter S. Judd; (G) Michael J. Donoghue

PRANCHA 9.24: Eudicotiledôneas: Asterales
(A) Kurt M. Neubig (ambas as imagens); (B, C) Walter S. Judd; (D) J. Richard Abbott; (E) Walter S. Judd; (F) Kenneth R. Robertson & Daniel L. Nickrent; (G) Kenneth R. Robertson

ÍNDICE TAXONÔMICO

Itens em **negrito** referem-se à discussão da família. Páginas em *itálico* referem-se aos materiais ilustrados.

A família do junco, 292-294, 296
Abacate, 242-243
Abacaxi, 75-76, 78, 286-287
Abelia, 504-505
Abies, 211, *212*, 213
Abies concolor, 213, 215
Abietoideae, 213
Abóbora, 398
Abricó, 361-362, 382, 384
Abricó-de-macaco, 457
Abronia, 324-325
Abrus, 372, 375-376
Abuta, 308
Abutilon, 425, 426
Acacia, 372, 375-376
Açafrão, 272-273
Acalypha, 356, 359
Acalyphoideae, 359
Acanthaceae, *231*, *475*, 476-477, 480, **486, 488,** *489*
Acanthocereus, 330, 332
Acanthogilioideae, 457
Acanthoideae, 488
Acanthus, 488
Acca, 418, 420
A. sellowiana, 418, 420
Acer, 76, 78, 437-438
A. negundo, *434*
A. rubrum, 546, *547*
A. saccharum, 437-438
A. saccharum subsp. *floridanum*, *440*
A. saccharum subsp. *saccharum*, *440*
Aceraceae, *231*
Acerola, 354
Acetabularia, 157, *158-159*
Achariaceae, 97, *231*, 353-355, 369
Achillea, *512*
Achlys, 313-314
Achyranthes, 325, 327
Acleisanthes, 324-325
Acmella, 511
Acmena, 418, 420
Acoelorraphe, 276, 278-280
A. wrightii, *278-279*
Aconitum, 312
Acoraceae, *230*
Acorales, 227, *230*
Acrogymnospermae, 177
Acrostichum, 200-201
Actaea, 312
Actinidia, *75-76*, *78*, 445
Actinidiaceae, *231*, 445, 446
Adansonia, *9*, *10*, *75-76*, *78*, 425-427
A. digitata, 9, *10*
A. gibbosa, 9, *10*
A. grandidieri, *10*
A. madagascariensis, *10*
A. perrieri, *10*
A. rubrostipa, *10*
A. suarezensis, *10*
A. za, *10*
Adenia, 367
Adenocalymma, 486, 488
Adenostoma, 384, 387
Adesmia, 372
Adiantum, 200-201
A. capillus-veneris, *200-201*
A. raddianum, *196*
Adlumia, 314-315
Adolphia, 387-389
Adoxa, *501*, 504-505
Adoxaceae, *231*, 501, 504-505, **504-505**
Adoxoideae, 505
Aechmea, 286-287
Aegilops, *111*
Aegle, 75-76, 78, 429-430, 432
Aeschynanthus, 481
A. radicans, *478*
Aeschynomene, 75-76, 78, 372, 375-376
Aesculus, 75-76, 78, 437-438
Aethionemeae, 423
Agalinis, 482, 485-486
Agapanthaceae, *230*, 263, 265, 269-270
Agapanthus, 269-270
Agapetes, 453-454
Agarista, 29, 453-454
A. populifolia, *27-28*, *448-450*
A. salicifolia, *27-28*
Agastache, 492
Agathis, 172, *213*, 217-219
A. australis, 218-219
Agathosma, 429-430
Agavaceae, 181-182, *230*, 263-266, **268-269**
Agave, 257, 268, 269
A. americana, *263*
Agavoideae, 264, 296
Ageratina, 511
Ageratum, *512*
Aglaia, 432-433
Aglaomorpha, 204-205
Aglaonema, 252
Aglaophyton, *161-162*, 162
A. major, *163*
Agropyron cristatum, *111*
Agrostemma, 320
A. githago, *322*
Agrostis, 129-301
A. stolonifera, 129
A. tenuis, 129-130
Ailanthus, 76, 78, *97-98*, 433, 435
A. altissima, *434*
Aipo, 497
Aizoaceae, 105, *230*, *318-319*, 319-320, **325, 327-330**
Aizooideae, 328-330
Aizoon, 328-330
Ajuga, 492-493
Ajugoideae, 492-493
Akaniaceae, 422-423
Akebia, 75-76, 78
Alangiaceae, 445
Alangium, 445
Albizia, 372, *375-376*
A. julibrissin, *369*, *371-373*
Albuca, 269
Alcachofra, 511
Alcaparra, 420-421
Alchemilla, 382, 384, 387
Alchornea, 359
Aldrovanda, 332
Aletris, 262
Aleurites, 359
A. fordii, 356
A. moluccana, 356
Alexgeorgea, 296
Alface, 511
Alface-do-mar, 159-160
Alfafa, 372
Alfaroa, 408, 410, 412
Algas, 154-156, 158-159
Algas pardas, 156
"Algas verdes", 157-159
Algas vermelhas, 154-156
Algodão, 90-91, 425
Alho, 269-270
Aliciella, 457
Alisma, 254
Alismataceae, *230*, 250, **252-254**
Alismatales, *227*, *230*, 249-254, 256
Allamanda, 470-472, 474
Allantoma, 457
Alliaceae, *230*, 263-266, 269, **269-270**
Alliaceae s.l., *263*, *265*, 265-266
Alliaria, 421-422
Allionia, 324-325
Allium, 75-76, 78, 257, 269-270
A. christophii, *263*
Allocasuarina, 406
Allophylus, 437-438
Alloplectus, 481
Alnus, 404
Alocasia, 252
Aloe, 272
A. suffulta, *263*
A. vera, *263*
Alooideae, 272
Alophia, 272-273
Alophyllum, 457
Aloysia, 488, 490-491
Alpinia, 302
Alpinioideae, 302
"Alsinoideae", 320
Alsophila, 199
Alstonia, 75-76, 78
Alstroemeriaceae, *230*, *254*, *256*, 257
Alternanthera, *82-83*, 325, 327
Althaea, 425
Altingia, 343-344, 346
Altingiaceae, *230*, 338, 341-344, **343-344, 346**
Alvaradoa, 433, 435
Alveolados, 155-156
Alyssum, 420-421
Amaranthaceae, *230*, *318-319*, 319, **324-325, 327**
Amaranthus, 76, 78, 325, 327
A. hybridus, *322*
Amarilis, 270-271
Amaryllidaceae, *230*, 263-266, 269, **269-272**
Amaryllideae, 270-271
Amaryllis, 270-271
Amborella, 179-181, 227, 232-233, 243
A. trichocarpa, 107
A. trichopoda, 178-179, 232-233, *232-233*
Amborellaceae, 225-229, *230*, **232-233**
Amborellales, *230*, 232-233
Ambrosia, 511, *512*, 515
Ameixa, 382, 384
Amelanchier, 80-81, 131-132, 380, 382, 384, 387-388
A. arborea, *132-133*
A. bartramiana, 130-131, *132-133*, 133-136
A. canadensis, *132-133*
A. "erecta", 134-135, *136*
A. humilis, *132-133*
A. laevis, *75-78*, 130-131, *132-133*, 133-136, *384*, *386*

A. sanguinea, 132-133
A. stolonifera, 132-133
A. wiegandii, 132-133
A. × neglecta, 133-137
(Editoração: usar o símbolo de multiplicação)
× *Amelasorbus,* 132-133
Amêndoa, 382, 384
Amendoeira-da-praia, 416
Amendoim, 372
Amentiferae, 50, 369
Amentotaxus, 219-220
Amherstia, 374-375
Amianthium, 262
Amieiro, 404
Ammannia, 414
Amomum, 302
Amora-do-mato, 3-5, 75, 131-132, 382, 384
Amoras, 75-76, 78, 392-393
Amorphophallus, 252
Ampelocera, 390-391
Ampelopsis, 346
Amphipogon, 109-110
Amphipterygium, 98-99
Amsinckia, 466
Amsonia, 472, *474*
Amyema, 335-336
Amygdaleae, 138-139, 384, 387
Amygdaloideae, 384, 387
Amyris, 429-430, 432
Anacadiaceae, 97-98, *231,* 428-429, *429-430,* 430, 432, **433, 435-437**
Anacardium occidentale, 437
Anagallis, 450-452
Ananas, 75-76, 78
A. comosus, 286-287
Anaphalis, 512
Anaxogorea, 240
Andrachne, 361-362
Andreaea, 161-162
Androcymbium, 259
Andromeda, 453-455
A. ferruginea (Lyonia ferruginea), 546
Andrômeda ferrufinea (Lyonia ferruginea), 546
Andropogon, 301
A. glomeratus var. *pumilis, 289*
A. gyrans, 93
A. virginicus, 146-147
Andropogoneae, 90-91, 301
Androsace, 450-452
Aneilema, 280-282
Anemone, 80-81, 312
Anethum, 497
A. graveolens, 496
Aneurophytes, *163-164*
Aneurophyton, 169, 171
Angadenia, 472
Angelica, 497, 499, 501
Angelonia, 482
"Angiófitas", 175-176
Angiopteris, 165, 167, 168
Angiospermas (Angiospermae), 172-182, 185
Angiospermas-núcleo, 178-181
Angophora, 418, 420
Angraecum, 272-273
A. sesquipedale, 66-67, 122-123
Aniba rosaeodora, 242-243
Anigozanthos, 282-283, 285
Anis, 497
Anisacanthus, 488
Anis-estrelado, 235-236
Annona, 75-76, 78, 240
A. squamosa, 239
Annonaceae, 227, *230, 237,* **240,** *241*
Anomochloa, 34-35, 300-301
Anomochlooideae, 34-35, 300-301
Antennaria, 132-133, 511, *512*
Anthemideae, *512, 515*
Anthemis, 512
Anthericaceae, 269
Anthericum, 268, 269
Anthocercis, 461
Anthoceros, 160-161
Anthoxanthum odoratum, 129-130
Anthurium, 252
Anticlea, 262
Antidesma, 359, 361-362
Antigonon, 334
Antimima, 325, 327
Antirrhinum, 75-76, 78, 482
A. majus, 478
Antócero, 161-162
Antófitas, 175-176, 219-220
Anulocaulis, 324-325
Apeiba, 425
Aphananthe, 390-391
Aphelandra, 138-139, *140,* 488
Apiaceae, 97, 97-98, 132-133, *231,* **495, 497-499, 501**
Apiales, 97, *229, 231,* 497-501
Apicomplexa, 155-156
Apioideae, 499, 501
Apium, 76, 78, 497, 499, 501
A. graveolens, 496
Apocynaceae, 97-98, *231,* 466-467, **470-475**
"Apocynoideae", *474*
Apocynum, 472, *474*
Apostasia, 274-275
Apostasioideae, *274,* 274-275
Aquifoliaceae, 231, **493-494**
Aquifoliales, *229, 231,* 493-494
Aquilegia, 75-76, 78, 129-130, 312
A. formosa, 129-130
A. pubescens, 129-130
Arabidopsis thaliana, 107, 421-422
Arabis, 420-422
Araceae, *230,* 249-250, **250-252**
Arachis, 75-76, 78, 372, *375-376*
Aragoa, 483
Aralia, 499, 501
Araliaceae, 231, 497, **499, 501**
Aralioideae, 501
Araucaria, 54-55, *213,* 217-219
A. araucana, 217-218, 218-219
A. bidwilli, 217-218
A. heterophylla, 212, 218-219
Araucariaceae, 172-173, *187,* 208, 210-211, *213,* 215-217, **217-219**
Arbutoideae, 454-455
Arbutus, 453-455
Arceuthobium, 338
A. pusillum, 337
Archaea, *155-156*
Archaeanthus linnenbergeri, 121-122
Archaefructus, 179-181
Archaeopteris, 163-164, 169, 171, *170-171*
Arctomecon, 314-315
Arctostaphylos, 75-76, 78, 453-455
Arctoteae, *512, 515*
Arctotis, 512
Ardisia, 450-452
Ardisiandra, 451-452
Areca, 276, 278-279
A. catechu, 247
Arecaceae, *230,* 275-276, **276, 278-280**
Arecales, *227, 230,* 276, 278-280
Areceae, 278-279
Arecoideae, 276, 278-279
Arenaria, 320
Arenga, 279-280
Argemone, 75-76, 78, 314-315
A. albiflora, 311
Argusia, 466
Argyranthemum, 511, *512*
Argyroxiphium, 8
A. caligini, 8
A. grayanum, 8
A. kauense, 8
A. sandwicense, 8
Argythamnia, 356
Arisaema, 252
A. dracontium, 251
A. triphyllum, 251
A. triphyllum var. *stewardsonii, 251*
Aristida, 107-110
A. condensata, 556-557
Aristidoideae, 296-297, 300-301
Aristolochia, 75-76, 78, 114-115, 247, 248
A. gigantea, 239
A. tomentosa, 248
Aristolochiaceae, *28-29, 230,* 244-245, **247-248,** 249-250
Aristolochioideae, 247-248
Armoracia rusticana, 420-421
Arnica, 512
Arnoglossum, 511
Arrabidaea, 486, 488
Arroz, 107, 300-301
Arroz silvestre norte-americano, 301
Arruda, 429-430
Artabotrys, 240
Artemisia, 97, 511, *512*
Artocarpus, 392-393
Aruncus, 387
A. dioicus, 381
Arundinaria, 300-301
Arundinoideae s.s., 296-297, 300-301
Arundo, 109-110
Árvore das tulipas, 237
Árvore-do-paraíso, 433, 435
Asaroideae, 247
Asarum, 247-250
Asclepiadaceae, *231,* 474
Asclepias, 75-76, 78, 80-81, 129-130, 472, 474
A. connivens, 473
A. incarnata, 473
A. pedicellata, 473
A. syriaca, 468, 473
Ascolepis, 294, 296
Asimina, 240
A. incana, 239, 241
A. obovata, 241
A. triloba, 240, *241*
Asparagaceae, *230,* 264, 263, 265, **265-266**
Asparagaceae s.l., *263, 265,* 265-266
Asparagales, *227, 230,* 262-275
Asparagus, 265-266
A. aethiopicus, 265-266
A. officinalis, 265-266
A. setaceus, 265-266
Aspargo, 55
Asphodelaceae, *230,* 264, 263, 265-266, **272**
"Asphodeloideae", 272
Asphodelus, 272
Aspicarpa, 354
Aspidistra, 268
Aspidosperma, 472
Aspleniaceae, *132-133, 187,* 194-195, **200-202**
Asplenium, 132-133, 199-200, 202
A. nidus, 147, *202*
A. rhizophyllum, 202
A. rhizophyllum, 202
A. ruprechtii, 202
A. ruprechtii, 202
A. scolopendrium, 202
A. trichomanes, 90, 90-91
A. trichomanes subsp. *quadrivalens, 90*
A. trichomanes subsp. *trichomanes, 90*
A. tripteropus, 202
Aster, 511, *512,* 515
Asteraceae, 14, 17, 48-49, 97-98, 104-105, *132-133,* 142-143, *231,* 506, **508, 510-515**
Asterales, 97-98, *229, 231,* 506-515
Asteranthera, 481
Asteranthos, 457
Astereae, *512, 515*
Asteridae, 113
Asterídeas-núcleo, 441, 458-515
Asteroideae, *512,* 515, *515*
Asteroxylon mackiei, 166
Astilbe, 340
Astragalus, 132-133, 372, 375-376
Astronium, 437
Asystasia, 488
Atalantia, 429-430
Athrotaxis, 215
Athyrium, 199-200, 202-203
A. filix-femina, 202-203
'Cultivar Rainha Victoria', 202-203
Atriplex, 325, 327
Atropa, 461
Attalea, 276, 278-279
Aurantioideae, 429-430
Aureolaria, 485-486
Aurinia, 421-422
Australopyrum
A. pectinatum, 111
A. velutinum, 111

Austrobaileyaceae, 235-236
Austrobaileyales, 97, 178-179, *178-179*, 179-181, *225-227*, *230*, 235-236, 243
Austrobuxus, 361
Austrotaxus, 219-220
Aveia, 300-301
Avelã, 404
Avena sativa, 300-301
Aveneae, *110*
Averrhoa, 75-76, 78
A. carambola, 350-351
Avicennia, *475*, 488
Avicenniaceae, *231*
Avicennioideae, 488
Azadirachta, 432-433, 435
Azaléia, 453-454
Azara, 369
Azolla, 165, 167, 198
Babiana, 272-273
Baccharis, 511, *512*, 515
Bacilariófitas, 156
Bacopa, 482
Bactris, 276, 278-279
Báculo, 204
Balanites, 350-351
Balanophoraceae, 335-336
Balduina, 511
Balsaminaceae, *231*, 445, 446
Bambu, 300-301
Bambusa, 300-301
Bambusoideae, 296-297
Bambusoideae s.s., 300-301
Banara, 369
Banisteriopsis, 354
B. caapi, 354
Banksia, 316-317
Baobás, 9, *10*
Baptisia, *375-376*
Barba-de-velho, 286-287
Barbarea, 420-421
Barclaya, 233
Barclayaceae, *230*
Barleria, 488
Barnadesia, *512*
Barnadesieae, *512*
Barnadesioideae, *512*, 515
Barnadisiinae, 105
Barringtonia, 457
B. racemosa, *448*
Barringtonioideae, 457
Bartonia, 470-471
Basellaceae, 328-330
Basilicum, 493-494
Bataceae, *231*, 422-423
Batata, 107, 461
Bauhinia, 372, 374-375, *375-376*
Begonia, 75-76, 78, *397*, 398
Begoniaceae, *231*, 396, **398, 400**
Beilschmiedia, 242-244
Bejaria, 453-454
Beladona, 461
Belamcanda, 272-273
Bellendena, 316-317
Belliolum, 244-245
Benincasa, 398
Bennettitales, *172*, 175-176
Berberidaceae, *230*, 307, 308, **312-315**
Berberidoideae, 313-315
Berberis, 313 n-315
Berberis, 313-314
Berchemia, 387-389
Berinjela, 461
Berkheya, *512*
Berlandiera, 511
Bernardia, 356
Berrya, 425
Bertholletia, 75-76, 78, 457
B. excelsa, 457
Besleria, 481
Beta
B. vulgaris, 325, 327
Beterraba, 325, 327
Bétula, 404
Betula, 76, 78, 90, *132-133*, 404
B. cordifolia, 90-91
B. lenta, *405*
B. nigra, *405*
B. papyrifera, *90-91*, *397*
B. populifolia, 90-91
Betulaceae, *132-133*, *231*, 369, 400-401, **404-405,** *406*
Betuloideae, 404
Bico-de-papagaio, 359
Bidens, 75-76, 78, *132-133*, 148, 511, *512*
B. cosmoides, *148*
B. hillebrandiana subsp. *polycephala*, *148*
B. mauiensis, *148*
B. menziessii subsp. *filiformis*, *148*
Bignonia, 486, 488
Bignoniaceae, *231*, *475*, 476-477, 480, **486, 488,** 487
Bignonieae, 486, 488
Billbergia, 286-287
Biophytum, 350-351
Bischofia, 359, 361-362
Blakea, 420-421
B. wilsoniorum, *411*
Blakea wilsoniorum, *411*
Blakeeae, 420-421
Blechnaceae, *187*, 194-195, **202-204**
Blechnum, 204
Bletia, 272-273
Blighia, 75-76, 78, 437-439
B. sapida, *343*
Blutaparon, 325, 327
Blyxa, 254
Boca-de-dragão, 482
Bocconia, 316
Boehmeria, 396
B. cylindrica, *383*, 396
B. nivea, 396
Boerhavia, 324-325
B. diffusa, *325*
Bombacaceae, *231*, 425
Bombacoideae, 425, *427-428*
Bombax, 425
Bonamia, 462
Bonnetiaceae, 361-362
Bontia, 484
Boraginaceae, *231*, 459, 461, **462, 465-466**
Boraginoideae, 466
Borago, 466
B. officinalis, 466
Borasseae, 278-279
Borassus, 278-279
Borreria, 467, 469
Boschniakia, 485-486
Boswella carteri, 437
Botrychium, 193
B. virginianum, *192*
Bouchea, 488, 490-491
Bougainvillea, *322*, 324-325
Bourreria, 466
Bowenia, 207-208
Boykinia, 340, 342
Brachyelytrum, 110
Brasenia, 75-76, 78, 233, 235-236
Brassia, *274*
Brassica, 142, 272, 420-421
B. campestris, 142, *421-422*
B. carinatus, *142*
B. juncea, *142*, 420-421
B. napus, 420-421, *424-425*
B. nigra, 142, 420-421
B. oleracea, 130-131, 142, 420-421
B. rapa, 142, 420-421
Brassicaceae, 97, *231*, **420-423**
Brassicales, 97, 104, 114-115, *228-229*, *231*, 346, 420-423
Brassicoideae, 422-423
Brassospora, *124-125*
Brexia, 353-354
Brexiaceae, 353-354
Breynia, 361
Brickellia, 511
Bridgesia, 437-438
"Briófitas" (Bryophyta), 154-155, 159-162, 163-164, 185
Brochoneura, 242-243
Brócolis, 130-131, 420-421
Brodiaea, 269-270
Bromeae, *110*
Bromelia, 286-287
Bromeliaceae, *230*, 285-286, **286-287,** *288*
Bromelioideae, 276, 278
Bromus, *111*, 301
Brosimum, 392-393
Broussonetia, 392-393
Brownea, 374-375
Brownlowioideae, *427-428*
Bruguiera, 364
Brunfelsia, 461
Bubbia, 244, 244-245
Bucha, 398
Buchnera, 485-486
Bucida, 54-55, 461
Buckleya, 338
Buddleja, 466-467, 475, 484
Buddlejaceae, *231*, 466-467, *475*, 476-477, 480, 484
Bulbine, 272
Bulbophyllum, 272-275
Bulboschoenus, 294, 296
Bulbostylis, 294, 296
Bulnesia, 350-351
Bumelia, 448-450
Bunchosia, 354-355
Bupleurum, 497
Burmanniaceae, *230*, 275-276
Bursa-pastoris, 421-422
Bursera, 437
B. simarouba, *434*
Burseraceae, *231*, 428-429, *429-430*, 430, 432, **437-438**
Butia, 276, 278
Butomaceae, *230*, 250, 254
Buxaceae, *230*
Byrsonima, 354-355
B. lucida, *356*
Byrsonimoideae, 354-355
Byttneria, 425
Byttnerioideae, 425, *427-428*
Cabomba, 233
Cabombaceae, *230*, 235-236
Cabomboideae, 233, 235-236
Caça-moscas, 332
Cactaceae, *230*, *318-319*, 319, 320, 328-330, **330, 332**
Cactoideae, 105, 330, 332
Cactos, 55
Caesalpinia, 372, *375-376*
"Caesalpinioidea", 374-375, *375-376*
Café, 467, 469
Cainito roxo, 448
Caiophora, 443
Cajanus, 372
Caju, 437
Cakile, 420-421, 423
C. edentula subsp. *harperi*, *421-422*
Cala, 252
Caladium, 252
Calamagrostis, 301
Calamites, *165*, *167*
Calamoideae, 276, 278
Calamus, 276, 278
Calandrinia, 328-330
Calanthe, 272-273
Calathea, 304, 306
Calceolaria, 482
Calceolariaceae, *231*, *475*, 476-477, 480, 482
Calea, *512*
Calendula, 511, *512*
Calenduleae, *512*, *515*
Calepina irregularis, *421-422*
Calibanus, 268
Calliandra, 372, *375-376*
Callicarpa, 491-494
Callirhoe, 425, 426
Callisia, 280-282
C. cordifolia, *282*
C. fragans, *92*
Callistemon, 417-418, 420
C. rigidus, *411*
Callitrichaceae, *231*, 482
Callitriche, 476, 482, 483
Callitris, 213, 215
Callitróides, *213*, 215-217
Callitropsis, 213, 215-217
C. nootkatensis, 215-217
C. vietnamensis, 215-217
Calluna, 453-455
Calochortaceae, *230*, 258
Calochortus, *254*, *256*, 257, 258
Calophylum, 361-362
Calopogon, 272-273
Calotropis, 474
Caltha, 75-76, 78, 312
C. palustris, *75-78*, *310*
Calycanthaceae, *28-29*, *230*, 242-243
Calyceraceae, *231*, 506
Calyciflorae, 50
Calycocarpum, 308
Calycogonium, 420-421
Calydorea, 272-273

Calypso, 272-273
Calyptranthes, 417-418, 420
Calystegia, 462
C. sepium, *463*
C. spithamaea, *463*
Camarão, 488
Camassia, 269
Camélia, 452
Camellia, 452
C. sinensis, 452
Cameraria, 475
Camissonia, 414, 415
Campanula, 508, 510
Campanulaceae, 97, *231*, 506, **508, 510,** *509*
Campanuláceas havaianas, 8, 125-127, 130-133, 135, 137
Campanulales, 506
Campanulídeas, *229, 231*, 441, 459, 493-515
Campanuloideae, 508, 510
Campsis, 75-76, 78, 486, 488
Camptotheca, 445
Campyloneurum, 204-205
Canacomyrica, 406-408
Cana-de-açúcar, 300-301
Cananga, 75-76, 78, 240
C. odorata, 240
Canarium, 437
Canbya, 314-315
Canellaceae, *230*, 244
Canellales, *178-179*, 179-181, *219-220*, 227, *230*, 244-245
Canna, 304, 306
C. edulis, 304, 306
C. flaccida, *305*
Cannabaceae, *231*, 377, 379-380, **390-391,** *392*
Cannabaceae s.l., 390-391
Cannabis, 379, 390-391
Cannaceae, *230*, 304, *305*, **304, 306**
Canola, 420-421
Canotia, 353-354
Capim-de-cheiro, 294, 296
Capparaceae, *231*
"Capparaceae", 423
Capparis, 420-423
C. flexuosa, *424-425*
C. spinosa, 420-421
Capparoideae, 423
Caprifoliaceae, 97, *231*, **501, 503-505**
Capsella, *88-89*, 420-422
C. bursa-pastoris, *421-422*
Capsicum, 461
Caqui, 450
Carambola, 350-351
Cardamine, 420-421, 423
Cardamomo, 302
Cardiospermum, 437-438
Cardueae, *512, 515*
Carduus, *512*
Cardwellia, 316-317
Carex, 75-76, 78, 124, *132-133*, 294, 296
C. verrucosa, *289*
Caricaceae, *231*, 422-423
Cariceae, 294, 296
Cariniana, 466-467
Carissa, 470-472, 474, *474*, 475
Carlowrightia, 488
Carnegia, 330, 332
Carnegiea, 330, 332
C. gigantea, *123*
"Carófitas", *2*, 158-159, 162
Carpenteria, 442
Carphephorus, 511, *512*
C. paniculatus, *507*
Carpino, 404
Carpinus, 404, 448
Carpobrotus, 325, 327
Cartonema, 280-281
Carum, 497
Carvalho branco, 401, 403, 546
Carvalho vermelho, 401, 403
Carvalhos, 147, *397*, 400-401, 546
Carya, 75-76, 78, 408-410, 412
C. illinoensis, 408
C. laciniosa, *409-410*
C. ovata, 408, *409-410*
Caryophyllaceae, *230, 318-319*, 319, **320-321, 323**
Caryophyllales, 25-26, *228-230*, 318-334
Caryophyllales s.s., 318-319
Caryophyllineae, 318-319
Caryophylloideae, 320
Caryota, 276, 278-280
Caryoteae, 279-280
Casearia, 369, 371
C. crassinervis, *360*
Casimiroa, 429-430, 432
Cassia, 75-76, 78, 372, 375-376
C. grandis, *369, 371*
Cassiope, *30*
Cassipourea, 364
Cassytha, 242-243
Cassythoideae, 243
Castanea, 75-76, 78, 400-401, 403
Castaneophyllum, 316-317
Castannha portuguesa, 400-401
Castanopsis, 400-401, 403
Castela, 433, 435
Castilleja, 482, 485-486, 488
Casuarina, 76, 78, 406
Casuarinaceae, *231*, 400-401, **406**
Catalpa, 486, 488
C. bignonioides, *487*
C. speciosa, *487*
Catasetum, 272-275
Catesbaea, 467, 469
Catha, 353-354
Catharanthus, 472, *474*
C. roseus, *472*
Cathaya, 213
Catopsis, 286-287
Cattleya, *122-123*, 274
Caulanthus, 420-421
Caulophyllum, 313-315
Cavalinha, 164-165, 168
Cavendishia, 453-455
Cayaponia, 398
Caytonanthus kochi, *177*
Caytonia, *172*, 175-176
C. nathorsti, *177*
C. thomasi, *177*
Ceanothus, 387-389
Cebola, 269-270
Cecropia, 379, 392-393, 396, 548-549
Cecropiaceae, *231*, 396
Cedrela, 432-433, 435
C. toona, *434*
Cedro, 213, 432-433
Cedrus, 211
Ceiba, 425
Celastraceae, *231*, 341-342, **350-354**
Celastrales, *228-229, 231*, 346, 350-354
Celastrus, 353-354
C. scandens, *348*
Celosia, 325, 327
Celtidaceae, *231*, 390-391
Celtidoideae, 390-391
Celtis, 75-76, 78, 379, 389-391
Cenoura, 497
Centaurea, 511, *512*
Centaurium, 470-471
Centeio, 301
Centella, 497, 499, 501
Centothecoideae, 300-301
Centrolepidaceae, 296
Centropogon, 508, 510
Cephalanthus, 76, 78, 467, 469
Cephalotaceae, *231*, 320, 350-351
Cephalotaxaceae, *187, 213*, 219-220
Cerastium, 320
Ceratiola, 453-455
Ceratophyllaceae, *225-226*, 228-229, *230*, **248-250**
Ceratophyllales, 248-250
Ceratophyllum, 75-76, 78, 178-179, 249-250
Ceratopteris, 197, 199-201
Ceratozamia, 207-208
Cercidiphyllaceae, *230*, 338, 341-342
Cercidiphyllum, 54-55
Cercis, 372, 374-375, *375-376*
Cercocarpus, 380
Cercozoa, 155-156
Cereja, 3-5, 380
Cereja amarga, 382, 384
Cereja doce, 382, 384
Cereus, 330, 332
Ceropegia, 472, 474
Cestroideae, 461
Cestrum, 461, 462
Cevada, 300-301
Chaenactis, 511
Chaenomeles, 384
Chaerophyllum, 497, 499, 501
Chamaebatiaria, 380, 387
Chamaecrista, 372, *375-376*
C. fasciculata, *374*
Chamaecyparis, 213, 215-217
C. obtusa, *212*
Chamaedaphne, 453-455
Chamaedorea, 276, 278-279
Chamaelirium, 262
Chamaerops, 276, 278-279
Chamaesyce, 359
Chamerion, 414, 415
C. angustifolium, 142-143
Chaptalia, *512*
Chara, *2*, 158-159, *159-160*
Charales, *157*, 158-159, 162
Cheilanthes, 199-201
Chelidonioideae, 315-316
Chelidonium, 314-315
C. majus, *315*
Chelone, 482
Chenopodiaceae, *230*, 325, 327
Chenopodium, 76, 78, 325, 327
C. album, *326*
C. ambrosioides, *326*
C. oahuense, *94*
Chicória, 511
Chilopsis, 486, 488
Chimaphila, 453-455
Chiococca, 467, 469
Chionanthus, 480, 481
C. pygmaeus, *480*
C. virginicus, *480*
Chionographis, 262
Chirimóia, 240
Chirita, 481
Chisocheton, 433, 435
Chlamydomonas, 157, *158-159*
"Chloanthoideae", 492-494
Chloranthaceae, *28-29*, 50, 178-179, 181-182, 227-229, *230*, 243
Chloridoideae, 296-297, 300-301
Chloris, 301
Chlorocardium, 242-243
Chlorogaloideae, *230*, 269
Chlorogalum, 269
Chlorokybus, *157*
Chlorophyceae, 157
Chlorophytum, 268, 269
Chloroxylon, 429-430
Chondrodendron, 308
C. tomentosum, *311*
Chondropetalum, 296
Chorizanthe, 334
Chrysanthemum, *512*
Chrysobalanaceae, *231*, 354
Chrysolepis, 400-401, 403
Chrysophylloideae, 448-450
Chrysophyllum, 448-450
C. cainito, 448
Chrysopsis, 511
Chrysosplenium, 340, 342
Chrysosthamnus, 511
Chuchu, 398
Chuquiraga, *512*
Chusquea, 300-301
Chylismia, 414
Chylismiella, 414
Cibotiaceae, *187*, 199
Cicer, 372
Cichorieae, *512*
"Cichorioideae", *512*, 515
Cichorium, 511, *512*
C. intybus, *511*
Ciclâmen, 450
Cicuta, 497
Cicuta, 497, 499, 501
C. maculata, *496*
Ciliados, 156
Cimicifuga, 312
Cinchona, 467, 469
Cinchonoideae, 467, 469
Cinnamomum, 242-244
C. camphora, *239*, 242-243
C. verum, 242-243

Cipreste do Alasca, 215-217
Circaea, 414, 415
Cirsium, 511, *512*
C. horridulum var. *horridulum*, *510*
C. horridulum var. *vittatum*, *510*
C. lecontei, *510*
Cissampelos, 308
Cissus, 346
Cistaceae, *231*, 423, **426-428**
Cistanthe, 328-330
Cistus, 427-428
Citharexylum, 488, 490-491
Citroideae, 429-430
Citrullus, 398
C. lanatus 'Crimson Sweet', 550-551
Citrus, 75-76, 78, 88-89, *97-98*, 429-430, 432
C. aurantiifolia, *434*
Cladium, 294, 296
Clado archaeplastida, 154-155
Clado BEP, 300-301
Clado das asterídeas, *229*, *231*, 441-458
Clado das commelinídeas, *227*, *230*, 275-276, 278-307
Clado das rosídeas, *228-231*, 346-440
Clado glucosinolado, 104
Clado graminóide, 286-287
Clado mauloutchióide, 242-243
Clado myristicóide, 242-243
Clado PACCAD, 33-34, 300-301
Cladrastis, 374-375
Clarkia, 414, 415
C. biloba, 90-91
C. lingulata, 90-91
Clavija, 450
Claytonia, 328-330
C. virginica, 90-91
Cleistanthus, 361, 361-362
Cleistes, 272-275
Cleistocactus, 330, 332
Clematis, 75-76, 78, 312
Cleome, 420-423
C. domingensis, *424-425*
Cleomoideae, 422-423
Clerodendrum, 75-76, 78, 491-493
Clethraceae, *231*, 445, 446
Clidemia, 418, 420-421
Clintonia, 258
Clivia, 270-271
Cloraracnófitas, *155-156*
Clorófitas (Chlorophyta), *2*, 154-159
Clusia, 75-76, 78, 361-362
C. lanceolata, *360*
Clusiaceae, *231*, 353-354, **361-362,** 362-363
Clusioideae, 361-362
Clytostoma, 486, 488
Cneoridium, 429-430
Cnidoscolus, 356, 359
C. chayamansa, 359
Cobaeoideae, 457
Coccoloba, 75, 80-81, 334
Coccothrinax, 276, 278-280
Cocculus, 308, 334
Cocculus carolinus, *309-310*
Cochlearia, 420-421
Cocos, 75-76, 78, 276, 278-280
C. nucifera, 88-89
Cocoseae, 278-279
Codiaeum, 359
Codiaeum, 359
Codium, *158-159*
Codon, 466
Codonanthe, 481
Codonopsis, 274, 508, 510
Coelogyne, 274
Coffea
C. arabica, *468*, 467, 469
C. robusta, 467, 469
Cola, 425
C. acuminata, 425
C. nitida, 425
Colchicaceae, *230*, *254*, *256*, 257, **258-259**
Colchicum, 259
Coleochaetales, *157-159*, 162
Coleochaete, *2*, 158-159, *159-160*, 162
Coleus, 492
Colletia, 387-389
Collinsia, 482
Collinsonia, 492
Collomia, 457
Colocasia, 252
Colubrina, 387-389
C. arborescens, *389*
C. elliptica, *389*
Columnea, 481
C. zebrina, *478*
Colurieae, 387
Comandra, 338
Combretaceae, *231*, 410, 412, **416**
Combretum, 416
C. aubletii, *411*
Comigo-ninguém-pode, 252
Cominho, 497
Commelina, 280-282
Commelinaceae, *230*, **280-282**
Commelinales, *227*, *230*, 276, 278-286
Commelineae, 282
Commicarpus, 324-325
Commiphora, 437
C. habessinica, 437
Complexo Normapolles, 400-401
Compositae (Asteraceae), 508, 510, 510-515
Comptonia, 406-408
Confrei, 466
Coniferales *28-29*, 172-173, *187*, 208, 210-220
Coníferas, 172-173, *174-175*, 186, *187*, 205-206, 208, 210-220
Coniferófitas, 169, 171
Conioselinum, 497
Conium, 497
Conocarpus, 416
C. erectus, 416
Conopholis, 485-486, 488
C. americana, *485-486*
Conophytum, 325, 327
Conospermum, 316-317
Conostegia, 420-421
Conostylidoideae, 282-283, 285
Conostylis, 282-283, 285
Consolea, 330, 332
C. moniliformis, *322*
Convallaria, 268
Convallariaceae, *230*, 268
Convolvulaceae, *231*, 459, 461, **462,** *463*
Convolvulus, 462
C. arvensis, *464*
Conyza, 511, *512*
Cooksonia, *163-164*
Copernicia, 276, 278-279
Coptis, 312
Coqueiro, 276, 278
Corallorhiza, 272-273
Corchorus, 425
Cordaites, *174-175*
Cordia, 75-76, 78, 466
C. lutea, *464*
Cordioideae, 466
Cordyline, 269
Corema, 453-455
Coreopsis, 511, *512*
Coriandrum, 497, 499, 501
Coris, 451-452
Corispermum, 325
Cornaceae, *231*, 441, **443-445**
Cornales, 97-98, 104, *229*, *231*, 441-445
Cornus, 75-76, 78, 443, 445
C. alternifolia, *444*
C. amomum, 445
C. canadensis, 445
C. florida, *442*, *444*, 445
C. kousa, 445
C. mas, 445
C. nuttallii, *442*, 445
Cornutia, 493-494
Corolliflorae, 50
Coronopus didymus, 421-422
Corydalis, 314-315
Coryloideae, 404
Corylopsis, 343-344
Corylus, 75-76, 78, 404
Corymbia, 418, 420
Corypha, 278-279
Corypheae, 278-280
Coryphoideae, 276, 278-280
Cosmos, *512*
Costaceae, *230*, 304
Cotinus, 437
Cotoneaster, 132-133, 384, 387-388
Couratari, 457
Couroupita, 457
C. guianensis, 457
Cousinia, 511
Coussapoa, 396
Couve, 420-421
Couve-chinesa, 142, 420-421
Couve-flor, 420-421
Craibiodendron yunnanense, *27-28*
Crassula, 342
Crassulaceae, *230*, 338, 341-342, **342,** *343*
Crassuloideae, 342
+*Crataegomespilus* (híbrido por enxertia), 549-550
Crataegus, 131-133, 147, 380, 384, 387-388, 549-550
C. crus-galli, *383*
Crateranthus, 457
Cravos, 320
Crepis, 511, *512*, 515
Crescentia, 75-76, 78, 486, 488
Crinum, 257, 270-271
C. americanum, *270-271*
C. kirkii, *270-271*
Crisântemo, 511
Critesion, *111*
Crithopsis delileana, *111*
Crocanthemum, 427-428
Crocoideae, 272-273
Crocosmia, 272-273
Crocus, 272-273
C. sativus, 272-273
Cromalveolados, 155-156
Cromistas, *155-156*, 156
Croptilon, 511
Crossopetalum, 353-354
Crossosomataceae, 350
Crossosomatales, 350
Crotalaria, 372, 375-376, *375-376*
Croton, 76, 78, 356
C. alabamensis, *357*
C. argyranthemus, *357*
C. glandulosus, *357*
C. linearis, *75-78*, *357*
C. punctatus, *357*
Crotonoideae, 359
Cruciferae, 420-423
Cryophytum, 325, 327
Cryptantha, 466
Cryptocarya, 242-244
Cryptocaryeae, 244
Cryptomeria, 172-173, 215-217
Cryptostegia, 474
Cryptostylis, 274-275
Ctenanthe, 304, 306
Ctenitis, 204-205
Cubanola domingensis, *468*
Cucumis, 398
C. melo, *397*
C. sativus, *94*
Cucurbita, 75-76, 78, 398
C. pepo, *397*
Cucurbitaceae, *231*, **384, 386, 398,** *399*
Cucurbitales, *228-229*, *231*, 346, 396-400
Cucurbitoideae, 398
Cujete, 486, 488
Culcitaceae, *187*, 199
Cuminum, 497
C. cyminum, *496*
Cunninghamia, *213*
Cunoniaceae, *231*, 350-351
Cupania, 437-438, 439
Cupaniopsis, 437-438
Cuphea, 414
C. ignea, *411*
Cupressaceae, *132-133*, 140, 172-173, *187*, 208, 210-211, *213*, **213, 215-217**
Cupressaceae s.s., 215-217
Cupressoides, *213*, 215-217
Cupressophyta, 172-173
Cupressus, 213, 215
Curcuma, 302

Cuscuta, 462
Cuscutaceae, *231*, 459, 462
Cyathea, 190-191, 199
C. arborea, *196*
C. capensis, *199*
Cyatheaceae, 165, 167, *187*, *191*, 194-195, 197, **199**
Cyatheales, *187*, 199
Cycadaceae, *187*, **206-207**
Cycadales, *187*, 205-208
"Cycadeoideas", 175-176
Cycadófitas (Cycadophyta), *28-29*, *86-87*, 169, 171, *172*, 186, *187*, 205-208
Cycas, 171, 206-207
C. circinalis, *207-208*
Cyclamen, 450-452
Cyclanthera, 398
Cyclea, 308
Cyclocarya, 409-410, 412
Cycloloma, 80-81
Cyclosorus, 202
Cydonia, 382, 384
Cylindropuntia, 330, 332
Cymbidium, 274
Cymodoceaceae, *230*, 250
Cynanchum, 472, 474
Cynara, 511, *512*
Cynareae, *512*
Cynoglossum, 466
C. amabile, *464*
Cynorkis, 274-275
Cyperaceae, *132-133*, *230*, 285-286, **294, 296,** 301
Cyperus, 75-76, 78, 294, 296
C. articulatus, 294, 296
C. esculentus, 294, 296
C. longus, 294, 296
C. papyrus, 294, 296
C. rotundus, 294, 296
"Cyphioideae", 508, 510
Cyphomandra, 461
Cyphomeris, 324-325
Cypripedioideae, *274*, 274-275
Cypripedium, 129, 272-275
C. calceolus, *122-123*
Cypselea, 325, 327
Cyrillaceae, *231*, 445, 446
Cyrtandra, 481
Cyrtandroideae, 481
Cyrtanthus, 270-271
Cyrtomium falcatum, *196*
Cystopteris, 199-200
Cytisus, 372
Dacrydium, 215-217
Dactylis, 301
D. glomerata, 142-143, 146-147
Daemonorops, 276, 278
Dahlia, 511, *512*
Dalbergia, 372
Dalea, 372
Dalechampia, 356
Dama-da-noite, 461
Damasonium, 254
Dana', 268
Danthonia, 109-110
Danthonioideae, 300-301
Darlingtonia, 455
Darmera peltata, *337*
Dasylirion, 268, 269
Dasyphyllum, *512*
Dasypyrum villosum, *111*
Datiscaceae, *231*, 396
Datura, 46-47, 131-132, 461, 462
Daucus, 76, 78, 497, 499, 501
Davalliaceae, *187*, 199-200
Davidia, 443, 445
Dawsonia superba, *160-161*
Decodon, 414
D. verticillatus, *413*
Decumaria, 442
Deeringothamnus, 240
Degeneriaceae, *230*, *237*
Delarbrea, 499, 501
Delonix, 372, *375-376*
Delosperma, 325, 327
Delphinium, 312
Dendê, 276, 278
Dendranthema, 511
Dendrobium, 272-275
Dendromecon, 314-315
Dendropanax, 501
Dendrophthoe curvata, *337*
Dendrophthora, 338
Denkania indica, *177*
Dennstaedtia, 200-201
D. punctilobula, *199-200*, 200-201
Dennstaedtiaceae, *187*, 194-195, **199-201**
Dente-de-leão, *90-91*
Descurainia, 420-422
Desmodium, 75-76, 78, 372, 375-376
Desmoncus, 278-279
Deutzia, 442
×*Dialaeliocattleya* (híbrido intergenérico), 549-550
Diamorpha, 342
Dianthus, 320
Diarrhena, *110*
Diatenopteryx, 437-438
Dicentra, 314-315
D. spectabilis, *311*
Dicerandra, 492-493
Dichanthelium, 301
D. clandestinum, *299*
Dichelostemma, 269-270
Dichondra, 462
Dichondraceae, 462
Dicksoniaceae, *187*
Dicliptera, 488
Dicotiledôneas, 6, 50, 88-89, *178-179*
Dictyosperma, 278-279
Didiereaceae, 328-330
Didiplis, 414
Didymopanax tremulum, *496*
Dieffenbachia, 252
Diervilla, *501*, 504-505
Diervillaceae, *231*, 504-505
Digitalis, 482
Dilleniidae, 50-51
Dimorphocarpa, 420-421
Dinoflagelados, 155-156
Diodia, 76, 78, 467, 469-470
D. teres, *469-470*
D. tetragona, *469-470*
Dionaea, 332, 334
D. muscipula, 332
Dioon, 207-208
Dioscorea, 7-8, 275-276
D. quaternata, *277*
D. villosa, *277*
Dioscoreaceae, *230*, **274-276,** *277*
Dioscoreales, *277*, *230*, 274-276
Diospyros, *450*
D. digyna, *450*
D. kaki, *450*
D. lotus, *450*
D. virginiana, *448-450*
Dipelta, 504-505
Dipholis, 448-450
Diphylleia, 313-315
Diplazium, 199-200, 202-203
Diplopanax, 445
Diplotaxis muralis, *421-422*
Diplusodon, 414
Diplycosia, 453-454
Dipsacaceae, *231*, 504-505
Dipsacales, 97-98, *229*, *231*, 501-505
Dipsacus, *501*, 504-505
D. sylvestris, *502*
Dipteridaceae, *187*, 197
Dipterocarpaceae, *231*, 423, 427-428, **428-429**
Dipterocarpus, 75-76, 78, 80-81, 428-429
Dipteronia, 437-438
Discicristados, 155-156
Disporum, *254*, *256*, 257-259
Dissotis, 420-421
Distichia, 294, 296
Distylium, 343-344
Diuris, 274-275
Dodecatheon, 450-452
D. meadia, *451-452*
Dodonaea, 437-438, 439
Dombeya, 425
D. × *cayeauxii*, *424-425*
Dombeyoideae, *427-428*
Dorotheanthus, 325, 327
Dorstenia, 392-393
Dovyalis, 369
Downingia, 508, 510
Doyleanthus, 242-243
Draba, 420-421
Dracaena, *82-83*, 268, 269
Dracaenaceae, *230*, 268
Dracaeneae, 268
Dracocephalum, 492
Draperia, 466
Drimia, 269
Drimys, 244-245
D. winteri, *239*, 244
Drosanthemum, 325, 327
Drósera, 332
Drosera, 332, 334
D. brevifolia, *333*
D. capillaris, *333*
D. filiformis, *333*
D. intermedia, *333*
D. rotundifolia, *333*
D. tracyi, *333*
Droseraceae, *230*, *318-319*, 320, **332-334,** 455
Drosophyllum, 332
Dryadeae, 387
Dryadoideae, 380, 384, 386-387
Dryas, 380
Drymaria, 320
Dryopteridaceae, *187*, 194-195, **204-205**
Dryopteris, 199-200, 204-205
Drypetes, *97*, 359, 422-423
Duabanga, 54-55, 414
Dubautia, 8
D. arborea, *8*
D. ciliolata, *8*, 135, 137
D. herbstobatae, *8*
D. imbricata, *8*
D. knudsenii, *8*
D. laevigata, *8*
D. latifolia, *8*
D. laxa, *8*
D. linearis, *8*
D. menziesii, *8*
D. microcephala, *8*
D. paleata, *8*
D. pauciflorula, *8*
D. plantaginea, *8*
D. platyphylla, *8*
D. raillardioides, *8*
D. scabra, *8*, 135, 137
D. sherffiana, *8*
D. reticulata, *8*
Dudleya, 342
Duranta, 488, 490-491
Durião, 425
Durio zibethinus, 425
Dypsis, 276, 278-279
Dyschoriste, 488
Dysoxylum, 432-433
Ebenaceae, *231*, 445, 446, 448, **448-450**
Echeveria, 342
Echinocactus, 330, 332
Echinocereus, 330, 332
Echinocystis, 75-76, 78, 398
E. lobata, *399*
Echinodorus, 254
Echinops, *512*, 515
Echinopsis, 330, 332
Echites, 472, *474*
Egeria, 254
Ehretia, 466
"Ehretiaceae", 466
Ehretioideae, 466
Ehrharteae, 300-301
Ehrhartoideae, 296-297, 300-301
Eichhornia, 282-283, 285-286
Elaegnaceae, 377, 379, 380
Elaeis, 276, 278-279
Elaphoglossum, 204-205
Elatostema, 396
Elegia, 296
E. capensis, *289*
Elephantopus, 511, *512*
Elettaria, 302
Elkinsia, 171
Ellisia, 466
Elocharis, 294, 296
E. dulcis, 294, 296
Elodea, 254, 256
Elymus, 301
Elytraria, 488
Embelia, 450-452
Embothrium, 316-317
Embriófitas, 2, 159-162, 185
Empetraceae, *231*, 453-454
Empetrum, *30*, 453-455
Encephalartos, 207-208
Encyclia, 272-274
E. cordigera, *274*
Engelhardia, 408, 410, 412

Engelhardioideae, 408-410
Enhalus, 254
Enkianthus, *30*, 453-455
Enneapogon, 107-110
Entandrophragma, 432-433
Enterolobium, 375-376
Epacaridaceae, *231*, 453-454
Epacris, 30-31, 454-455
Ephedra, *28-29*, *172*, 172-173, 175-176, 219-221
E. distachya, *219-220*
Ephedraceae, *187*, **220-221**
Epidendroideae, *274*, 274-275
Epidendrum, 75-76, 78, 272-275
Epifagus, 485-486, 488
Epilobium, 414, 415
Epimedium, 314-315
Epiphyllum, 330, 332
Epipremnum, 252
Episcia, 481
Episcieae, 481
Equisetaceae, *86-87*, 186, *187*, 190-191, **193-194**
Equisetales, *187*, 193-197
Equisetófitas, *163-164*, 164-165, 168, 169, 171
Equisetum, 168, 190-191
E. arvense, *194*
E. bogotense, 194
E. palustre, *194*
Eragrostis, 107-110, 301
Eranthemum, 488
Erechtites, *512*
Eremocitrus, 429-430
Eremophila, 484
Eremopyrum
E. bonaepartis, *111*
E. distans, *111*
Eria, 272-273
Eriastrum, 457
Erica, 453-455
Ericaceae, 27-31, 93, 113, *231*, 445, 446, **452-455**
Ericales, 97-98, 113, *229*, *231*, 441, 445-458
Ericameria, 511
Ericoideae, 454-455
Erigeron, 511, *512*
Eriobotrya, 382, 384
Eriocaulaceae, *230*, 280-281, 285-286, **290, 292**
Eriocauloideae, 292
Eriocaulon, 292
Eriodictyon, 466
Eriogonum, 334
Eriophorum, 294, 296
Eriophyllum, 511
E. lanatum, 130-131
Erithalis, 467, 469
Ernodea, 467, 469
Erodium, 76, 78, 350
Ervilha, 372
Eryngium, 497, 499, 501
Erysimum, 420-422
Erythrina, 372, 375-376
E. herbacea, *369*, *371*
Erythronium, 258
E. americanum, *255*
Erythroxylaceae, 353-354
Eschscholzia, 314-316
Eschscholzioideae, 315
Eschweilera, 457
Espada-de-são-jorge, 268
Espermatófitas (Spermatophyta), *163-164*, 164-165, 168-173, 185, 186
Espinafre, 325, 327
Espinho-de-são-joão, 313-314
Espirradeira, 472
Esporinha, 312
Estramenópilas, *155-156*, 156
Estreptófitas, 157, 158-160
Euasterídeas I, *231*, 459-494
Euasterídeas II, *231*, 493-515
Eubotrys, 453-454
Eucalyptus, 75-76, 78, 148, 417-418, 420
Eucharis, 270-271
E. subg. *Eucharis*, 272
Euclea, *450*
Eucnide, *442*, 443
Eucomis, 269-270
Eudicotiledôneas, *28-29*, 95-96, 179-181, 225-226, *227-231*, 307-346
Eudicotiledôneas-núcleo, *230-231*, 318-346
Eudorina, *158-159*
Eufilófitas (Euphyllophyta), *163-164*, 164-165, 167-168, 185, 186
Eugenia, 75-76, 78, 417-418, 420
E. uniflora, 418, 420
Euglenóides, *155-156*
Eulobus, 414
Eulophia, 272-273
Euonymus, 75-76, 78, 353-354
E. americanus, *348*
Eupatorieae, *512*, *515*
Eupatorium, 511, *512*
Euphorbia, 76, 78, 356, 359
E. communata, *358*
E. corollata, *358*
E. cotinifolia, *360*
E. dentata, *358*
E. inundata, *358*
E. pulcherrima, *360*
E. supina, *358*
Euphorbiaceae, 97-98, 104, *231*, 354, **354-359,** 361
Euphorbiaceae s.s., 359
Euphorbioideae, 359
Euphoria, 437-439
Euphrasia, 485-486
Euplassa, 316-317
Eupteleaceae, 307
Eurosídeas I, 346, 350-421
Eurosídeas II, *230-231*, 346, 420-440
Eurya, 452
Euryale, 233
Eurystoma angulare, *170-171*
Eustachys, 301
Eustoma, 470-471
E. exaltatum, *468*
Euterpe, 276, 278
Euthamia, 511
Evolvulus, 462
Exacum, 470-471
Exochorda, 384
Exospermum, 244-245
Exostema, 467, 469
Exothea, 437-438
E. paniculata, *439*
Fabaceae, *231*, **369, 371-376**
Fabales, *228-229*, *231*, 346, 369, 371-377, 379
Fabídeas, *228-231*, 346, 350-421
Faboideae, 374-375, *375-377*, *379*
Fagaceae, 55-56, *132-133*, *231*, 369, 400, **400-401, 403**
Fagales, *228-229*, *231*, 346, 400-410, 412
Fagales-núcleo, 400
Fagonia, 350-351
Fagopyrum, 334
Fagraea, 466-467
F. ceilanica, *468*
Fagus, 75-76, 78, 400-401
F. grandifolia, 128
Faia, 128, 369
Falcatifolium taxoides, 217-218
Fallopia, 334
Família da abóbora, 396, 398, *399*
Família da acerola, 353-355
Família da amendoeira-da-praia, 416
Família da araruta, 304, 306
Família da azaléia, 452-455
Família da azedinha, 350-351, *352*
Família da batata-doce, 462, *463*
Família da begônia, 398, 400
Família da bétula, 404-405
Família da bromélia, 286-287, *288*
Família da budléia, 484
Família da buganvília ou primavera, 324-325, *325*
Família da campânula, 508, 510, *509*
Família da casca díanta, 244-244-245
Família da castanha-do-pará, 455, 457
Família da cavalinha, 193-194
Família da cenoura, 495, 497-499, 501
Família da dracena, 265-268
Família da drósera, 332-334
Família da elódea, 254, 256
Família da *Ephedra*, 220-221
Família da erva-de-passarinho, 335-336
Família da erva-de-são-joão, 361-364
Família da erva-mate, 493-494
Família da espinheira-santa, 350-354
Família da esporinha, 309-310, 312
Família da fruta-do-conde e da graviola, 240, *241*
Família da fuchsia, 414-415
Família da genciana, 470-471
Família da hortênsia, 441-443
Família da jabuticaba, 416-418, 420
Família da japecanga, 259-260
Família da lobélia, 508, 510, *509*
Família da maconha, 390-391, *392*
Família da maconha, 390-391, *392*
Família da madressilva, 501, 503-505
Família da magnólia, 237, *238*
Família da mandioca e da seringueira, 354-359
Família da menta, 492-494
Família da mostarda, 420-423
Família da nogueira, 408-410, 412
Família da noz-moscada, 240-243
Família da oliveira, 476-477, 480-481
Família da onze-horas, 328-330, 332
Família da orelha-de-onça, 308-310
Família da *Osmunda*, 197-198
Família da papoula, 314-316
Família da peroba e da mangaba, 470-475
Família da pimenta-do-reino, 244-247
Família da poaia, 377, 379, *378*
Família da quaresmeira, 418, 420-421
Família da romã, 412-414
Família da rosa-das-rochas, 426-428
Família da samambaia-das-taperas, 199-201
Família da sarracenia, 455, *456*
Família da *Saxifraga*, 338, 340-342
Família da selaginela, 189-191
Família da sempre-viva, 290, 292
Família da taboa, 290, *291*
Família da *Thunbergia*, 486, 488, *489*
Família da tiririca, 294, 296-296
Família da trapoeraba, 280-282
Família da urtiga, 392-393, 395-396
Família da urtiga-do-mato, 443
Família da utriculária, 488, 490-491
Família da verbena, 488, 490-491-392
Família da videira, 346-348
Família da violeta africana, 481
Família da zâmia, 207-208, *209*
Família das Asteraceae, 508, 510-515
Família das avencas, 200-201
Família das casuarinas, 406
Família das *Cycas*, 206-207
Família das figueiras, 392-393, *394*
Família das gramíneas, 296-301
Família das leguminosas, 369, 371-376
Família das ninféias, 233-236
Família das orquídeas, 272-275
Família das palmeiras, 276, 278-280
Família das prímulas, 450-452
Família das rosas, 379-382, 384-388
Família das samambaiaçus, 199
Família das tulipas, 257-258
Família do agave, 268-269

Família do aguapé ou camalote, 282-283, 285-286
Família do algodão e das paineiras, 424-427
Família do alho e da cebola, 269-270
Família do aloe-vera, 272
Família do amarilis, 269-272
Família do amor-perfeito, 364, 364, 366-367
Família do anis-estrelado, 235-236
Família do bacupari, 361-362
Família do biri-silvestre, *305*, **304, 306**
Família do breu, 437-438
Família do café, 467, 469-470
Família do caju e da aroeira, 433, 435-437
Família do calanchôe 342, *343*
Família do caqui e do ébano, 448-450
Família do carvalho, 400-401, 403
Família do carvalho brasileiro, 316-317
Família do *Ceratophyllum*, 248-250
Família do chapéu-de-couro, 252-254
Família do chá-preto e da camélia, 452
Família do chorão, 367, 369, 371
Família do cipó milhomens, 247-248
Família do cipreste, 213, 215-217
Família do *Colchicum*, 258-259
Família do confrei, 462, 465-466
Família do copo-de-leite, 250-252
Família do cravo, 320-321, 323
Família do *Dipterocarpus*, 428-429
Família do *Elaphoglossum*, 204-205
Família do espinafre, 324-325, 327
Família do espinho-de-são-joão, 312-315
Família do flox, 457-458
Família do gengibre, 302-304
Família do gerânio, 348-350
Família do *Ginkgo*, 207-208, 210-211
Família do ginseng, 499, 501
Família do guaraná, 437-440
Família do hamamélis, 324-344, *345*
Família do inhame, 274-276
Família do ipê e da caroba, 486, 488, *487*
Família do íris, 272-273
Família do jacinto, 269-270
Família do joazeiro, 387-389
Família do licopódio, 188-189
Família do *Liquidambar*, 343-344, 346
Família do litops, 325, 327-330
Família do louro, 242-244
Família do mangue-vermelho, 364, *365*
Família do maracujá, 367, *368*
Família do marupá, 433, 435
Família do mogno, 430, 432-433, 435
Família do novateiro, 334, *334-335*
Família do olmo, 389-391
Família do *Ophioglossum*, 193
Família do pau-santo, 350-351
Família do pinheiro, 211, 213, 215
Família do pinheiro-bravo, 215-218
Família do pinheiro-do-paraná, 217-219
Família do plátano, 316-317
Família do *Polypodium*, 204-206
Família do *Potamogeton*, 254, 256
Família do *Psilotum*, 191-192, *193*
Família do quebra-pedra, 359, 361-362
Família do rabanete, 420-423
Família do sabugueiro, 504-505
Família do samouco, 406-408
Família do sândalo, 338, *339*
Família do sapoti, 445, 447-450
Família do tanchagem, 481-483
Família do *Taxus*, 218-220
Família do tomate e da batata, 459-462
Família do trevo d'água, 198
Família do umbu, 323-325
Família do xaxim-do-brejo, 202-204
Família do *Zigadenus*, 260-262
Família dos cactos, 330, 332
Família dos cítricos, 428-430, 432
Fatoua, 392-393
Fava, 372
Feijão-guandu, 372
Feijoa, 418, 420
Fendlera, 442
Fendlerella, 442
Feófitas, 156
Ferocactus, 330, 332
Ferula, 497
Festuca, 301
F. rubra, 131-132
Ficus, 70, 75-76, 78, 392-393
F. citrifolia, *383*
Figo, 70, 75
Figueiras, 55
Filicium, 437-438
Filipendula, 382, 384
Fimbristylis, 294, 296
Firmiana, 425-427
Fisalis, 461
Fittonia, 488
Flacourtia, 369
Flacourtiaceae, *231*, 369
Flagellariaceae, *230*, *285-286*, 286-287
Flamboiant, 372
Flaveria, *512*
Flor-de-cera, 472
Flor-de-lótus, 181-182
Flor-de-maio, 330, 332
Flor-de-são-joão, 486, 488
Foeniculum, 497
F. vulgare, *496*
Fontanesia, 481
Fontinalis antipyretica, *160-161*
Forestiera, 480, 481
Forrageiras, 301
Forsteronia, *474*
Forsythia, 481
Fortunella, 429-430
Fothergilla, 343-344
Fouquieriaceae, *231*, 445, 446
Fragaria, 75-76, 78, 80-81, 382, 384, 387
F. × ananassa, 383
Framboesa, 3-4-5, 131-132, 382, 384
Frankia, 346, 380
Franklinia, 452
Frasera, 470-471
Fraxinus, 76, 78, 480, 481
Freesia, 272-273
Fremontodendron, 425, 426
Fritillaria, 258
Froelichia, 325, 327
Fuchsia, 129-130, 414, 415
F. enciliandra subsp. *enciliandra*, 129
F. parviflora, 129-130
F. pringsheimii, *411*
Fucus, 156
Fuirena, 294, 296
Fumana, 427-428
Fumaria, 314-316
Fumariaceae, *230*, 315
Fumarioideae 315
Fumo, 461
Funcho, 497
Furcraea, 268, 269
Gaertnera, 115
Gagea, 258
Gaillardia, 511, *512*
Galanthus, 270-272
G. nivalis, *263*
Galenia, 325, 327-330
Galeopsis, 493-494
Galium, 467, 469-470
Galphimia, 354
Galtonia, 269
Gamochaeta, 511, *512*
Garberia, *512*
Garcinia, 361-362
G. mangostana, 361-362
Gardenia, 467, 469
Garryaceae, *231*, 441
Garryales, *229*, *231*
Gasteria, 272
Gaultheria, 453-455
G. eriophylla, *27-28*
G. procumbens, 453-454
Gaura, 415
Gaux, 451-452
Gaylussacia, 453-455
Gayophytum, 414
Geissorhiza, 272-273
Gelsemiaceae, *231*, 466-467
Gelsemium, 466-467
Genciana, 470-471
Gengibre, 302
Geniostoma 467, 469
Genipa, 467, 469
Genista, 375-376
Genlisea, 488, 490-491
Genomosperma kidstoni, *170-171*
Gentiana, 470-471
Gentianaceae, *231*, 466-467, **470-471**
Gentianales, 97-98, *229*, *231*, 459, 466-475
Gentianella, 470-471
Geocarpon, 320
Geocaulon, 338
Geraniaceae, *230*, **348-350,** 350-351
Geraniales, *228-230*, 348-350
Gerânio, 350
Geranium, 350
G. carolinianum, *349*
G. maculatum, *348*, *349*
Gerbera, *512*
Gesneria, 481
Gesneriaceae, *231*, *475*, 476-477, 480, **481**
Gesnerieae, 481
Gesnerioideae, 481
Geum, 131-132, *132-133*, 382, 384, 387
G. rivale, 131-132
G. urbanum, 131-132
Gibasis, 280-282
Gilia, 124-125, 457
G. capitata, 132-134
Giliastrum, 457
Gillenia, 138-139, 387-388
Gilliesia, 269-270
Gimnospermas, 185, *187*, 205-221
Ginkgo, *28-29*, 54-55, 208, 210-211
G. biloba, *170-171*, 171-172, 208, 210-211
Ginkgoaceae, 186, *187*, 205-206, **207-208,** 208, 210-211
Ginkgoales, 171-172, *187*, 207-208, 210-211
Ginko, *86-87*, 169-172
Girassol, 135, 137, 511
Gisekia, 324-325
Githopsis, 508, 510
Gladiolus, *263*, 272-273
Glandularia, 76, 78, 488, 490-491
G. bipinnatifida, *491-492*
Glaucidium, 312
Glaucium, 314-315
Glaucófitas, 154-155, *155-156*
Glaux, 450
Glechoma, 492-493
Gleditsia, 369, 371, 375-376, *375-376*
Gleicheniaceae, 168, *187*, 197
Gleicheniales, *187*
Globba, 302
Glochidion, 359, 361
Gloriosa, 259
G. superba, *255*
Glossopterídeas, *172*, 175-176
Gloxinia, 481
Gloxínia, 481
Gloxinieae, 481
Glycine, 372, *375-376*
Glyptostrobus, 215-217
Gmelina, 493-494
Gnaphalieae, *512*, *515*
Gnaphalium, 511, *512*
Gnetaceae, *187*, 220-221
Gnetales, 24-25, *86-87*, *172*, 172-173, 175-176, 186, *187*, 205-206, 219-221

Gnetófitas (Gnetophyta), 172-173, *174-175*, 175-177
Gnetum, *28-29*, *172*, 172-173, *174-175*, 175-176, 219-221
Gochnatia, *512*
Goiaba, 417-418
Gomphrena, 325, 327
Gongora, 71-72
Gonium, 157
Gonolobus, 472, 474
Goodeniaceae, 97, 105, *231*, 506
Goodyera, 272-275
Gordonia, 452
G. lasianthus, *448-450*
Gordonieae, 452
Gossypium, 112, 425, 426
G. arboreum, *112*
G. aridum, *112*
G. armourianum, *112*
G. barbadense, *90-91*, *112*
G. darwinii, *112*
G. davidsonii, *112*
G. gossypioides, *112*
G. harknessii, *112*
G. herbaceum, *112*
G. klotschianum, *112*
G. laxum, *112*
G. lobatum, *112*
G. longicalyx, *112*
G. mustelinum, *112*
G. raimondii, *112*
G. robinsonii, *112*
G. schwendemanii, *112*
G. sturtianum, *112*
G. thurberi, *112*
G. tomentosum, *112*, *546*
G. trilobum, *112*
G. triphyllum, *112*
G. turneri, *112*
Gouania, 76, 78, 387-389
Grado ANITA, 225-229, *230*, 232-236
Gramineae, 296-301
Grammitis, 204-205
Grão-de-bico, 372
Graptopetalum, 342
G. paraguayense, *337*
Gratiola, 482
Graviola, 240
Grayia, 325, 327
Grevillea, 75-76, 78, 316-317
G. robusta, *311*
Grevilleoideae, 316-317
Grewia, 425
Grewioideae, 425, *427-428*
Grias, 457
Griffinia, 270-271
Grossulariaceae, *230*, 338, 341-342
"Grupos próximos das samambaias", 190-191, 194
Grusonia, 330, 332
Guaiacum, 350-351
G. sanctum, *348*
Guapira, 324-325
Guaraná, 437-438
Guarea, 432-433, 435
Guatteria, 240
Guazuma, 425
Guettarda, 467, 469
Gunnera, 318-319
Gurania, 398
Gustavia, 457
Guttiferae, 361-362
Guzmania, 286-287
Gymnanthes, 359
Gymnocarpium, 199-200
Gymnospermum, 313-315
Gymnosporangium, 384, 387-388
Gymnostachys, 252
Gymnostoma, 406
Gynerium, 109-110
Gynocardia, *97*, 369
Gypsophila, 320
Habenaria, 272-275
Habranthus, 270-271
Hackelia, 466
Haemantheae, 270-271
Haemanthus, 270-271, 282-283, 285
Haemodoraceae, *230*, 280-281, **282-283, 285**
Haemodoroideae, 282-283, 285
Haemodorum, 282-283, 285
Hakea, 316-317
Halenia, 470-471
Halophila, 254
Haloragaceae, *230*, 338, 341-342
Hamamelidaceae, *230*, 338, 341-342, **342-344,** *345*
Hamamelidae, 400
Hamamelidoideae, 343-344
Hamamelis, 343-344
H. mollis, *337*
H. vernalis, *345*
H. virginiana, *345*
Hamelia, 467, 469
Haplopappus, 511, *512*
H. gracilis, 90
H. graniticus, 130-131
H. torreyi, 130-131
Harperocallis, 262
Harpullia, 437-438, 439
Harrimanella, *30*
H. hypnoides, *27-28*
Harrisella, 272-273
Harrisia, 330, 332
Harveya, 485-486
Hastingia, 268, 269
Hauya, 415
Haworthia, 272
Hedeoma, 492
Hedera, 501
Hedychium, 302
H. coronarium, *303*
Hedyotis, 467, 469-470
Heimia, 414
"Helenieae", *512*, *515*
Helenium, 511, *512*
Heliamphora, 455
Heliantemum, 427-428
Heliantheae, *512*, *515*
Helianthum, 427-428
Helianthus, 75-76, 78, 116-117, *132-133*, 138-139, 511, *512*
H. angustifolius, *507*
H. annuus, 116-117, 135, 137-139, *507*, *514*
H. anomalus, 116-117, 135, 137, *138-139*
H. argophyllus, *138-139*
H. bolanderi, *138-139*
H. debilis, *138-139*
H. debilis subsp. *cucumerifolius*, *138-139*
H. deserticola, 135, 137, *138-139*
H. florida, *138-139*
H. neglectus, *138-139*
H. niveus, *138-139*
H. paradoxus, 135, 137, *138-139*
H. petiolaris, 116-117, 135, 137, *138-139*
H. praecox, *138-139*
H. proteri, *138-139*
H. tuberosus, *514*
Helichrysum, 511
Helicia, 316-317
Heliconia, 76, 78, 367
Heliconiaceae, *230*, 304
Helicteroideae, *427-428*
Heliophila, 420-421
Heliotropium, 76, 78, 466
Helitropioideae, 466
Helleborus, 312
Helonias, 262
Helwingia, 493-494
Helwingiaceae, *231*, 493-494
Hemerocallidaceae, *230*, 263-266, 272
Hemiphylacus, 265-266
Hemiptelea, 390-391
Hemp, 390-391
Henckelia, 481
Henrardia persica, *111*
Hepatica, 312
Hepáticas, 160-161, *161-162*, 162
Heracleum, 497
Hera-venenosa, 437
Hernandiaceae, *230*, 242-243
Hesperantha, 272-273
Hesperis, 421-422
Hesperoaloe, 268, 269
Hesperocallis, 268
Hesperocnide, 396
Hesperomecon, 314-315
Hesperoyucca, 268, 269
Heteranthelium piliferum, *111*
Heteranthera, 282-283, 285-286
Heterocodon, 508, 510
Heterokonta, 156
Heteropterys, 354
Heteropyxis, 418, 420
Heuchera, 340
Hevea, 359
H. brasiliensis, 356
Hexalectris, 272-273
Hexastylis, 247
Hibisco, 425
Hibiscus, 75-76, 78, 425, 426
H. coccineus, 546
H. esculentus, 425
Hieracium, 511, *512*, 515
H. aurantiacum, *507*
Hieronyma, 361-362
Hillebrandia, 398
H. sandwichensis, 398
Hippeastrum, 270-271
Hippocastanaceae, *231*
Hippochaete, 194
Hippocratea, 353-354
Hippocrateaceae, *231*, 353-354
Hippomane, 359
Hippuridaceae, 482
Hippuris, 482
Holmskioldia, 492-493
Holoptelea, 390-391
Homalium, 369
Homalomena, 252
Hopea, 428-429
Hopkinsia, 296
Hordeum, *111*
H. vulgare, 300-301
Horneophyton, *161-162*
Horsfieldia, 242-243
Hortênsia, 442
Hosta, 268, 269
Hostaceae, *230*, 269
Hottonia, 450
Houstonia, 467, 469
Hovenia, 80-81, 389
H. dulcis, 387-388
Howellia, 508, 510
Hoya, 472, 474
Hudsonia, 427-428
H. tomentosa, *424-425*
Humbertia, 462
Humulus, 379, 390-391
Huperzia, 164-165, 188, 189
Hura, 359
Hyacinthaceae, *230*, 263-266, **269-270,** 269-270
Hyacinthoideae, 269-270
Hyacinthoides, 269-270
Hyacinthus, 367
Hybanthus, 367
H. ipecacuanha, 367
Hydnocarpus, 369
Hydnoraceae, *230*, 244-245, 247
Hydrangea, 341-342, 442
Hydrangeaceae, 104, *231*, **441-443,** 445
Hydrangeae, 442
Hydrangeoideae, 442
Hydrastis, 312
Hydrilla, 254
Hydrocharis, 254
Hydrocharitaceae, *230*, 250, **254, 256**
Hydrocleis, 254
Hydrocotylaceae, *231*
Hydrocotyle, 499, 501
H. umbellata, *496*
Hydrocotyloideae, 501
"Hydrocotyloideae", 499, 501
Hydrolea, 466
Hydroleaceae, *231*
Hydrophyllaceae, *231*, 459, 466
"Hydrophyllaceae"466
Hydrophyllum, 466
Hygrophila, 488
Hylocereus, 330, 332
Hymenaea, 372, 374-375
Hymenocallis, 270-271
Hymenolobium, 375-376
Hymenophyllaceae, *187*, *191*, 197
Hymenophyllopsis, 199
Hyophorbe, 278-279
Hyophorbeae, 278-279
Hypelate, 437-438
Hypericaceae, *231*, 353-354, **361-364**
Hypericoideae, 361-362
Hypericum, 75-76, 78, 362-364
H. tetrapetalum, *361*
Hyphaene, 278-279

Hypodaphnis, 243
Hypolytrum, 294, 296
Hypoxidaceae, *230*, 263-266
Hypseocharis, 350
Hyptis, 492-493
Hyssopus, 492
Iberis, 421-422
Ibervillea, 398
Idesia, 369
Ilex, 75-76, 78, 493-494
I. cassine, *496*
I. glabra, 495, 497, *496*
I. opaca, 495, 497
I. paraguariensis, 493-494
I. vomitoria, 493-494
Illiciaceae, 178-179, 225-229, *230*, **235-236**
Illicium, 235-236
I. floridanum, *236*
I. parviflorum, *232-233*, *236*
I. verum, 235-236
Indigofera, 372, *375-376*
Ingá, 372
Inga, 372, 375-376
Inhames, 7-8, 275-276
Inula, *512*
Inuleae, *512*, *515*
Ipecacacuanha, 367
Ipheion, 269-270
Iphigenia, 259
Ipomoea, 75-76, 78, 462
I. batatas, 275-276, 462
I. wolcottiana, *94*
Ipomopsis, 457
I. rubra, *448-450*
Iresine, 325, 327
Iriartea, 278-279
Iriarteae, 278-279
Iridaceae, *230*, 264, 263, 265-266, **272-273**
Irideae, 272-273
Iridoideae, 272-273
Iris, 272-273
I. brevicaulis, 135, 137-138
I. fulva, 130-131, 135, 137-138
I. hexagona, 130-131, 135, 137-138
I. nelsonii, 135, 137-138
Ischnosiphon, 304, 306
Ischyrolepis, 296
Iso'topsida, *163-164*, 164-165
Isoetaceae, *86-87*, 187-188
Isoetes, *163-164*, 164-165
I. bolanderi, *166*
Isophysidoideae, 272-273
Isophysis, 272-273
Isopyrum, 312
Isotrema, 247
Itea, 338, 341-342
Iteaceae, *230*, 338, 341-342
Itoa, 369, 369, 371
Iva, 511, *512*
Ixia, 272-273
Ixora, 467, 469
Ixoroideae, 467, 469
Jaboticaba, 418, 420
Jaca, 392-393
Jacaranda, 486, 488
Jacquemontia, 462
Jacquinia, 450
Jambo rosa, 417-418
Jamesia, 442
Jamesioideae, 442
Janusia, 354
Jasione, 508, 510
"Jasminoideae", 481
Jasminum, 480, 481
Jatropha, 356, 359
J. interigma, *360*
Jeffersonia, 313-315
J. diphylla, *311*
Johnsoniaceae, *230*, 264
Joinvillea, *109-110*
Joinvilleaeceae, 116, *230*, *285-286*, 286-287
Jubaea, 278-279
Juglandaceae, *231*, 369, 400-401, **408-410, 412**
Juglandoideae, 409-410, 412
Juglans, 75-76, 78, 408-410, 412
J. cordiformis, *397*
J. nigra, 408
J. regia, 408
Jujuba, 387-388
Julianaceae, *231*
Juncaceae, *230*, 285-286, **292-294, 296**
Juncales, 286
Juncos, 286
Juncus, 294, 296
J. dichotomous, *289*
J. effusus, 294, 296
J. squarrosus, 294, 296
J. trifidus, 294, 296
Juniperus, *132-133*, 172, 208, 210-211, 213, 215-217
J. communis, 213, 215, *215*
J. virginiana, 128, *215*
Jurinea, 511
Justicia, 75-76, 78, 488
J. americana, *489*
J. cooleyi, *489*
J. crassifolia, *489*
J. ovata var. *angusta*, *489*
Kaempferia, 302
Kageneckia, 387-388
Kalanchoe, 90, 342
K. daigremontiana, *337*
Kallstroemia, 350-351
Kalmia, 453-455
Kauri, 218-219
Kaya, 432-433
Kerria, 384, 387
Kerrieae, 384, 387
Kerriodae, 387
Keteleeria, 213
Khaya, 432-433
Kielmeyeroideae, 361-362
Kigelia, 75-76, 78, 486, 488
K. africana, *478*
Kigellaria, 369
Kirkia, 433, 435
Kissenia, 443
Klebsormidiales, *157*, 158-159
Kniphofia, 272
Koeberliniaceae, 422-423
Koelreuteria, 437-439
Koelreuteria paniculata, *434*
Kohleria, 481
Kolwitzia, 504-505
K. amabilis, *502*
Kopsia, 475
Kosteletzkya, 425
K. virginica, *426-427*
Krameriaceae, *230*, 350-351, 377, 379
Krigia, 511, *512*
Krugiodendron, 387-389
Kumquat, 429-430
Kyllinga, 294, 296
Labiatae, 41, 492-494
Labordia, 467, 469
Laburnum, 372
Lachnanthes, 75-76, 78, 282-283, 285
Lachnocaulon, 292
Lactoridaceae, *230*, 244-245, 247
Lactoris, 247
Lactuca, 511, *512*
L. graminifolia, *507*
Lactuceae, *512*, 515
Laelia, 274
Lagarosiphon, 254
Lagenaria, 398, 417-418
Lagerstroemia, 75-76, 78, 414
L. speciosa, *411*
Laguncularia, 416
L. racemosa, 416
Lamiaceae, 97, *231*, *475*, 476-477, 480, 491-492, **492-494**
Lamiales, 97-98, *229*, *231*, 459, 457-494
Lamídeas, *229*, *231*, 441, 459-494
Lamioideae, 492-494
Lamium, 76, 78, 493-494
Lampranthus, 325, 327
Landoltia, 252
Lannea, 437
Lantana, *90*, 488, 490-491
L. camara, 90-91, *92*, *479*
L. depressa, 90-91
L. depressa var. *depressa*, *92*
L. depressa var. *floridana*, *92*
L. depressa var. *sanibelensis*, *92*
L. sect. *Callioreas*, 90-91
L. sect. *Camara*, 90-91
Laplacea, 452
Laportea, 396
Lapulla, 466
Lardizabalaceae, *230*, 308
Larix, 211, 213
Larrea, 350, 350-351
Larreoideae, 350-351
Latania, *84*, 278-279
Lathyrus, 372
L. latifolia, *369*, *371*
Lauraceae, 54-55, 93, 97-98, 227, *230*, **242-244**
Laurales, *28-29*, 97, *178-179*, 179-181, *225-226*, 227, *230*, 236, 242-244
Laureae, 244
"Lauroideae", 243
Laurus, *82-83*, 244
L. nobilis, 242-243
Lavanda, 492
Lavandula, 492-494
Lawsonia, 414
Laxmanniaceae, 263, 265, 269
Layia, 511
Leandra, 418, 420-421
Leavenworthia, 420-421
Lechea, 427-428
Lecythidaceae, *231*, 445, 446, **455, 457**
Lecythidoideae, 457
Lecythis, 75-76, 78, 457
Ledum, 30-31
L. groenlandicum (*Rhododendron groenlandicum*), 546
Leea, 346
Legenere, 508, 510
Leiothrix, 292
Leitneria, 433, 435
Lemna, 76, 78, 252
Lemnaceae, *230*, 252
Lennoaceae, *231*, 466
Lenophyllum, 342
Lens, 372
Lentibulariaceae, *231*, *475*, *476-477*, *480*, **488, 490-491**
Lentilha, 372
Leonotis, 493-494
Leontice, 313-315
Leontopodium, *512*
Leonurus, 492
Lepanthes, 272-273
Lepidium, 421-422
L. virginicum, *75-76*, *78-77*, *421-422*
Lepidocaryum, 276, 278
Lepidodendrales, *163-164*
Lepidodendron, 164-165, *166*, 187
Lepidozia reptans, *160-161*
Lepironia, 294, 296
Leptarrhena, 340
Leptodactylon, 457
Leptopteris, 197
"Leptospermoideae", 418, 420
Leptospermum, 417-418, 420
Leptosporangiatae, *163-164*, 164-165, 167
Lepuropetalon, 341-342, 353-354
Lesquerella, 420-421
Lessingia, 511
Leucadendron, 316-317
Leucaena, *375-376*
Leucanthemum, 511, *512*
Leucojum, 272
Leucophyllum, 482, 484
Leucopogon, 453-455
Leucospermum, 316-317
Leucothoe, 453-455
L. racemosa, *27-28*
Leuhea, 425
Lewisia, 328-330
Liabeae, *512*, *515*
Liabum, *512*
Liatris, 511, *512*
Licania, 75-76, 78
Licaria, 242-244
Lichia, 437-438
Licófita (Lycophyta), *163-164*, 164-165, *166*, 169, 171, 185, 186, 187-191
Licuala, 276, 278-279
Lidettonia mucronata, *177*
Lignófitas (Lignophyta), *163-164*, 169, 171
Ligusticum, 497
Ligustrum, 480, 481
Liliaceae, 41, 97-98, *230*, *254*, *256*, **257-258,** 259

Liliales, *227*, *230*, 254, 256-262
Liliidae, 50-51
Lilioideae, 258
Lilium, 258
L. lancifolium, *258*
L. michiganense, *255*
Limnanthaceae, 104, *422-423*
Limnanthes, *98-99*
Limnobium, 254
Limnocharis, *254*
Limnocharitaceae, *230*, 254
Limnophila, 482
Limonium, 76, 78
Limoselleae, 484
Linanthus, 457
L. bicolor, 129-130
Linaria, 47, 482
Lindenbergia, 486, 488
Lindera, 242-244
Lindernia, 482
Linderniaceae, *231*, 482
Lindleya, 387-388
Lindseaceae, *187*, 199-200
Linnaea, *501*, 504-505
Linnaeaceae, *231*, 504-505
Linnaeeae, 504-505
Liparis, 272-273
Lippia, 488, 490-491
Liquidambar, 343-344
L. acalycina, 346
L. formosa, 346
L. orientalis, 346
L. styraciflua, *337*, 346
Liriodendron, 76, 78, *97*, 237
L. tulipifera, *239*
Liriope, 268
Lissocarpa, *450*
Listera, *272-273*
Litchi, 75-76, 78, 437-439
Lithocarpus, 400-401, 403
Lithops, 325, 327
Lithospermum, 466
Litsea, 242-244
Livistona, 276, 278-279
Loasa, 443
Loasaceae, *231*, 441, **443**
Lobelia, 508, 510
L. cardinalis, *507*, *509*
L. siphilitica, *509*
Lobélia, 508, 510
Lobeliaceae, *231*
Lobelioideae, 508, 510
Lobularia, 421-422
Lodoicea, 278-279
Loeselia, 457
Logania, 467, 469
Loganiaceae, *231*, 466-467, 469
Lomariopsidaceae, *187*, 199-200
Lomatium, 497
Lomatogonium, 470-471
Lonchocarpus, 372
Lonicera, *501*, 504-505
L. japonica, *501*, *503*
L. sempervirens, *501-503*
Lopezia, 414
Lophiola, 262, 282-283, 285
Lophophora, 330, 332
Lophopyrum elongatum, *111*
Loranthaceae, *230*, 334-336, **335-336,** 338
Loropetalum, 343-344
Lotus, 372
L. japonicus, 107
Loxomataceae, *187*, 199
Loxopterygium, 437
Ludwigia, 414
Luffa, 398
Lumnitzera, 416
Lunaria, 421-422
Lupinus, 372, *375-376*
Luzula, 294, 296
Luzuriaga, 259
Lychnis chalcedonica, *322*
Lycianthes, 461
Lycium, 461
Lycopodiaceae, *86-87*, *163-164*, 187, **188-189**
Lycopodiales, *187*, 188-191
Lycopodiella, 188, 189
Lycopodiophyta, 164-165
Lycopodium, *90*, 164-165, 188, 189
L. annotinum, *188*
L. clavatum, *188*, 189
Lycopus, 76, 78, 492-493
Lycoris, 270-271
Lygeum, *110*
Lyginia, 296
Lyginopteris, 171, *172*
Lygodesmia, 511
Lyonia, 28-29, 75-76, 78, 129, 453-455
L. ferruginea, *27-28*, 129, *546*, 548-549
L. fruticosa, 129
L. ligustrina, *27-28*, 547
L. lucida, *27-28*
L. ovalifolia, *27-28*
Lyonieae, *27-28*
Lyonothamnus, 380, 384, 387
L. floribundus, 387
Lysichiton, 252
Lysimachia, 450-452
Lysimachieae, 451-452
Lythraceae, *231*, 285-286, 410, 412, **412-414**
Lythrum, 414
L. salicaria, *90-91*, 414
Maçã, 132-133, 382, 384
Macadamia integrifolia, 316-317
Macaranga, 356
Macfadyena, 486, 488
Mackinlaya, 499, 501
Macleaya, 314-315
Maclura, 80-81, 392-393
M. pomifera, 80-81, *394*
Maconha, 390-391
Macropiper, 247
Macrosiphonia, 472
Macrozamia, 207-208
Madhuca, 448
Maesa, 450
Maesaceae, *231*, 450
Magnolia, 75-76, 78, 80-81, 237
M. acuminata, *238*
M. grandiflora, *94*, *238*
M. tripetala, *238*
M. virginiana, *238*, *239*
M. × *soulangeana*, *239*
Magnoliaceae, 14, 97-98, 227, *230*, **237,** *238*
Magnoliales, *28-29*, 95-97, 178-179, *225-226*, 227, *230*, 236-244
Magnolídeas, 178-181, 227-229, *230*, 236-248
Magnoliidae, 178-181
Mahonia, 314-315
M. 'Japonica', 550-551
Maianthemum, 268
M. canadense, *263*, *266-267*
M. racemosum, *266-267*
Malacocarpus, 350-351
Malaxis, 272-273
Malesherbiaceae, 97
Mallotus, 356
Maloideae, 384, 387-388
Malpighia, 354-355
M. emarginata, 354
Malpighiaceae, *231*, **353-355,** *356*, 377, 379
Malpighiales, *228-229*, *231*, 346, 353-369, 371, 369
Malpighioideae, 354-355
Malus, 132-133, 384, 387-388
M. domestica, 382, 384
Malva, 76, 78, 425, 426
Malvaceae, *231*, 423, **424-427,** *427-428*
Malvaceae s.s. 425
Malvales, 47-48, *228-229*, *231*, 346, 423-429
Malvastrum, 425
Malvaviscus, 425, 426
Malveae, 426, *427-428*
Malvídeas, *228-229*, *231*, 346, 420-440
Malvoideae, 426, *427-428*
Mammea, *361-362*
M. americana, 361-362
Mammillaria, 330, 332
Mandevilla, 472, *474*
Mandioca, 107, 115, 359
Mandragora, 461
Manfreda, 268, 269
Manga, 437
Mangifera, *437*
M. indica, 437
Manglietia, 237
Mangostim, 361-362
Mangue, 55
Mangue-branco, 416
Mangue-vermelho, 56-57
Manihot, 356
M. esculenta, 107, 115, 359
Manilkara, 448-450
M. jaimiqui var. *emarginata*, *445*, *447*
M. zapota, *445*, *447*, 448
Manuela, 484
Maple, 437-438
Maracujá, 367
Marah, 389
Maranta, 55-56, 304, 306
M. arundinaceae, 304, 306
Marantaceae, *230*, **304, 306**
Maranteae, 304, 306
Marantochloa, 304, 306
Marattia, 168
Marattiaceae, *187*, 190-191, *191*
Marattiales, *163-164*, 164-165, 167-168, *187*
Mariceae, 272-273
Mariscus umbellatus, 294, 296
Marmelo, 382, 384
Marquesia, 428-429
Marrubium, 492-494
Marsilea, 165, 167, *196*, 198
M. vestita, *198*
Marsileaceae, *86-87*, 165, 167, *187*, 190-191, 194-195, 197, **198**
Marupá, 433, 435
Mascagnia macroptera, *360*
Masdevallia, 272-273
Massonia, 269-270
Masticodendron, 448-450
Mastixia, 443, 445
Matelea, 472, 474
Matisia, 426
Matoniaceae, *187*, 197
Matteuccia, 204
M. struthiopteris, *196*, 204
Mauloutchia, 242-243
Maurandya, 482
Mauritia, 276, 278
Maxillaria, 272-273
Mayacaceae, *230*, 280-281, *285-286*, 286
Maytenus, 353-354
Meconella, 314-315
Meconopsis, 315
Mecranium, 420-421
Medeola, 258
Medicago, 75-76, 78, 105, 372, 375-376
M. truncatula, 107
Medinilla, 418, 420-421
Medullosa, *172*
M. noei, *170-171*
Medullosales, 171
Megacorax, 415
Melaleuca, 417-418, 420
Melampyrum, 485-486
Melancia, 398
Melanthiaceae, *230*, *254*, *256*, 257, **260-262**
Melão, 398
Melastoma, 420-421
Melastomataceae, 93, *231*, 410, 412, **418, 420-421**
Melastomateae, 420-421
Melia, 75-76, 78, 433, 435
M. azedarach, 432-433, *434*
Meliaceae, 97-98, *110*, *231*, 428-429, *429-430*, **430, 432-433, 435**
Melianthaceae, 350
Melicoccus, 437-438
Melilotus, 372, *375-376*
Melioideae, 432-433, 435
Melissa, 439
Melocactus, 330, 332
Melochia, 425
Melões, 398
Melothria, 398
Memecylaceae, *231*, 410, 412
Mendonciaceae, *231*
Menispermaceae, *230*, 307, **308-310**
Menispermum, 308
Menodora, 480, 481
Menta, 492
Mentha, 492-493
Mentzelia, *442*, 443
Menufar, 233
Menyanthaceae, *231*, 470-471, 505
Menyanthes, 470-471
Menziesia, 454-455

Meriania, 420-421
Merianieae, 420-421
Merremia, 462
M. dissecta, *464*
Mertensia, 466
M. maritima, 466
M. virginica, *465*
Mesangiospermae (Mesangiospermas), 178-181
Mesembryanthemoideae, 328-330
Mesembryanthemum, 325, 327-330
Mesostigma, 157
Mespilus, 549-550
Mesua, 361-362
Metasequoia, 215-217
Metaxyaceae, *187*, 199
Metopium, 437
Metrosideros, 418, 420
Metroxylon, 276, 278
Michelia, 237
Miconia, 75-76, 78, 418, 420-421
M. racemosa, *556-557*
M. samanensis, *567-583*
Miconieae, 420-421
Micranthemum, 482
Microcitrus, 429-430
Microcycas, 207-208
Microlicia, 418, 420
"Micromonades", *157*
Microsteris, 457
Mikania, 511, *512*
Milheto, 300-301
Milho, 107, 124, 300-301
Millettia, 372
Miltonia, 274
Mimosa, 372, *375-376*
Mimosoideae, 374-375, *375-376*
Mimulus, 116, 126-127, *231*, *475*, 482
M. cardinalis, 126-127
M. lewisii, 126-127
Mimusops, 448-450
Minuartia, 320
Mirabilis, 324-325
Misodendraceae, *230*, 334-336
Misodendrum, 334
Mitchella, 467, 469-470
Mitella, 110, 340, 342
M. diphylla, *340*
Mitrasacme, 467, 469
Mitreola, 467, 469
Modiola, 425
Mogno, 432-433
Molina, 109-110
Molluginaceae, 319
Momordica, 75-76, 78, 398
Monarda, 492-493
Monilófitas, *163-164*, 164-165, 185, 186, *187*, 190-206
Monimiaceae, *230*, 242-243
Monnina, 377, 379
Monochaetum, 420-421
Monochlamydeae, 50
Monochoria, 282-283, 285
Monoclea forsteri, *160-161*
Monocotiledôneas (Monocotyledonae), 179-182, *230*, 249-276, 278-307
Monocotiledôneas petalóides, 254, 256-257
Monodora, 240
M. myristica, 240
Monolepis, 325, 327
Monotes, 428-429
Monotropa, 453-455
Monotropaceae, *231*, 453-454
Monotropoideae, 454-455
Monotropsis, 453-455
Monstera, 252
M. deliciosa, *255*
Monsteroideae, 252
Montia, 328-330
Moraceae, *231*, 377, 379-380, **392-393,** *394*
Moraea, 272-273
Morango, 75, 382, 384
Morella, 408
Morinda, 467, 469-470
Moringaceae, *231*, 422-423
Morrenia, 472
Morus, 75-76, 78, 392-393
Mosiera, 418, 420
M. longipes, *75-76*, *78-77*
Mostarda-branca, 420-421
Mostarda-chinesa, 420-421
Mostarda-negra, 142, 420-421
Mostuea, 466-467
Mucuna urens, *369*, *371*
Muhlenbergia, 301
Muraltia, 377, 379
Murdannia, 280-281, 282
Murraya, 429-430, 432
Murta, 417-418
Musa, 75-76, 78
Musaceae, 269-270
Muscari, 269-270
Musgos, 160-164
Mussaenda, 467, 469
"Mutisieae", *512*, *515*
Myodocarpaceae, *231*, 497, 499, 501
Myodocarpus, 499, 501
M. fraxinifolius, *496*
Myoporaceae, *231*, *457*, 476-477, 480
Myoprum, 484
Myosotis, 466
Myosurus, 312
Myrcianthes, 417-418, 420
M. fragans, *411*
Myrciaria cauliflora, 418, 420
Myrica, 406-408, 417-418
M. cerifera, *406-407*, 408
M. pensylvanica, *406-407*, 408
M. rubra, 408
Myricaceae, *231*, 400-401, **406-408**
Myristica, 242-243
M. fragrans, 240, 242-243
Myristicaceae, *230*, 236, *237*, **240-243**
Myrothamnus, 318-319
Myroxylon, 76, 78
Myrsinaceae, *231*, 450-452
Myrsine, 75-76, 78, 450-452
M. coriacea, *448-450*
Myrsinoideae, 451-452
Myrtaceae, 97, *231*, 410, 412, **416-418, 420**
Myrtales, *228-229*, *231*, 346, 410, 412-421
"Myrtoideae", 418, 420
Myrtus, 417-418, 420
Najadaceae, *230*
Najas, 254
Nama, 466
Nandina, 313-314
Nandinoideae, 313-314
Napeanthus, 481
Napoleonaea, 457
Napoleonaeoideae, 457
Narciso, 270-271
Narcissus, 270-272
Nardus, *110*
Nartheciaceae, *230*, 262, 275-276
Narthecium, 262
Nasa, 443
Navarretia, 457
Nectandra, 75-76, 78, 242-244
Neea, 324-325
Neillia, 387
Neillieae, 384, 387
Nelsonia, 488
Nelsonioideae, 488
Nelumbo, 75-76, 78, 181-182
Nelumbonaceae, *230*, 235-236, 316
Nemacaulis, 334
Nemacladus, 508, 510
Nemastylis, 272-273
Nemesia, 484
Nemopanthus, 493-494
Nemophila, 466
Neolloydia, 330, 332
Neomarica, 272-273
Neoregelia, 286-287
Nepenthaceae, *230*, *318-319*, 320, 332, 455
Nepeta, 492-494
Nepetoideae, 492-494
Nephelium, 437-439
Nerine, 270-271
Nerium, 75-76, 78, 472, *474*
N. oleander, *468*
Nertera, 469-470
Nesaea, 414
Nêspera, 382, 384
Nestronia, 338
Neuwiedia, 274-275
Nicolaia, 302
Nicotiana, 461
N. tabacum, *90-91*, *464*
Nicotianoideae, 461
Nigella, 312
N. arvensis subsp. *aristata*, *144*
N. arvensis subsp. *arvensis*, *144*
N. arvensis subsp. *brevipolia*, *144*
N. arvensis subsp. *glauca*, *144*
N. carpatha, *144*
N. degenii subsp. *barbro*, *144*
N. degenii subsp. *degenii*, *144*
N. degenii subsp. *jenny*, *144*
N. degenii subsp. *minor*, *144*
N. doerfleri, *144*
N. icarica, *144*
N. stricta, *144*
Nigritella nigra, *122-123*
Nim, 432-433
Ninféia, 28-29, 178-179, 233
Nitella, 158-159, *159-160*
Nitraria, 350-351
Nitrariaceae, 350-351
Nitrophila, 325, 327
Nogueira, 408
Nogueira preta, 408
Nolana, 461
Nolanaceae, *231*, 459
Nolanoideae, 461
Nolina, 268, 269
Nolinaceae, *230*, 268
Nolineae, 264, 268
Noronhia, 480, 481
Nostoc, 154-155
Nothofagaceae, *231*, 400-401
Nothofagus, 124-125, 401, 403
Nothoscordum, 269-270
Nothotsuga, 213
Noz de betel, 247, 276, 278
Noz-moscada, 240, 242-243
Nuphar, 22-23, 235-236
N. variegata, 232-233
Nuytsia, 335-336
Nyctaginaceae, *230*, *318-319*, 319-320, **324-325,** *325*
Nyctaginia, 324-325
Nymphaea, 233, 235-236
N. odorata, *232-236*
Nymphaeaceae, 14, 28-29, 225-229, *230*, **233-236,** 243, 249-250
Nymphaeales, *28-29*, 178-179, 181-182, *230*, 233-236
Nymphaeoideae, 233, 235-236
Nymphoides, 470-471
Nypa, 276, 278-280
Nypoideae, 276, 278
Nyssa, 432-433, 445
N. ogeche, *442*
Nyssaceae, *231*, 441, 445
Oberonia, 272-273
Obolaria, 470-471
Oca, 350-351
Ochna, 76, 78
Ochnaceae, 354-355
Ochroma pyramidale, 425
Ochrosia, *474*, *475*
Ocimum, 492-494
Ocotea, 242-244
Odontonema, 488
Oenothera, 414, 415
O. macrocarpa, *415*
Oficial-de-sala, 129-130, 472
Okenia, 324-325
"Olacaceae", *230*, 334-336
Oldenlandia, 467, 469
Oldfieldia, 359, 361
Oldfieldioideae, 359
Olea, 480, 481
O. europaea, *478*, 481
Oleaceae, *231*, 475, 476, **476-481**
Oleales, 481
Oleandraceae, *187*, 199-200
Oleoideae, 481
Oliveira, 481
Onagraceae, *231*, 410, 412, **414-415**
Oncidium, 272-274
O. sphacelatum, *263*
Oncoba, 369
Ondinea, 233
Onoclea, 204
O. sensibilis, 204
Onocleaceae, *187*, 194-195, **204**

Onosma, 466
Onosmodium, 466
Oomicetos, 156
Ophioglossaceae, 186, *187*, 190-191, **193**
Ophioglossales, *163-164*, 164-165, 168, *187*, 193
Ophioglossum, 193
O. reticulatum, 90
Ophiopogon, 268
Ophiopogoneae, 268
Ophrys, 71-72, 129, 274-275
O. creticola, *129*
O. elegans, *129*
Opiliaceae, 334-336
Opuloideae, 505
Opuntia, 75-76, 78, 330, 332
O. pusilla, *331*
Opuntioideae, 330, 332
Orchidaceae, *230*, 263-266, **272-275**
Orchidoideae, *274*, 274-275
Orchis, 272-275
O. maculata, *122-123*
Orégano, 492
Orelha-de-elefante, 252
Oreomunnea, 408
Oreopanax, 499, 501
Oreoptelea, 390-391
Origanum, 492-494
Ornithogaloideae, 269-270
Ornithogalum, 269-270
Orobanchaceae, 114-115, *231*, *475*, 476-477, 480, **484-486, 488**
Orobanche, 485-486, 488
O. uniflora, *478*
Orontium, 252
Orquídeas, 71-72, 122-123, 129
Orthocarpus, 485-486
Oryza sativa, *94*, 107, *289*, 300-301
Oryzeae, 300-301
Osmanthus, 480, 481
Osmaronieae, 384, 387
Osmorhiza, 497
Osmunda, 197
O.cinnamomea, *196*, 198
O. claytoniana, 198
O. lancea, *197*
O. regalis, *197*, 198
Osmundaceae, 165, 167, *187*, *191*, 194-195, **197-198**
Osmundales, *187*, 197-198
Osteospermum, *512*
Ostrya, 75-76, 78, 404
Ostryopsis, 404
Ottelia, 254
Oubanguia, 457
Oxalidaceae, 285-286, 350, **350-351,** *352*
Oxalidales, *228-229*, *231*, 346, 350-351
Oxalis, 75-76, 78, 350-351
O. acetosella subsp. *montana*, *352*
O. dillenii, *352*
O. grandis, *352*
O. pes-caprae, *347*
O. stricta, *352*
O. tuberosa, 350-351
Oxychloe, 294, 296
Oxycoccum, 30
Oxydendrum, 453-454
O. arboreum, *453-454*
Oxypolis, 76, 78, 497
O. filiformis var. *filiformis*, *496*
Oxyria, 334
Oxytheca, 334
Oxytropis, 375-376
Pachira, 425
Pachystachys, 488
P. lutea, *479*
Packera, 511
Paeonia, 75-76, 78, *132-133*
Paeoniaceae, *132-133*, *230*, 338
Paepalanthoideae, 292
Paepalanthus, 292
Pakaraimaea, 428-429
Palaquium, 448
Palicourea, 467, 469-470
Palmae, 275-276, 278-280
Palmito, 276, 278
Pan-Angiospermae, 175-176
Panax, 499, 501
Pandanales, *227*
Pangium, 369
Paniceae, 301
Panicoideae, 296-297, 300-301
Panicum, 301
P. anceps, *299*
P. clandestinum, *75-78*, *299*
Papaver, 75-76, 78, 314-315
P. dubium × *P. rhoeas*, 130-131
Papaveraceae, *230*, 307, 308, **314-316**
Papaveroideae, 315-316
Paphiopedilum, 274-275
Papilionoideae, 374-375, *375-376*
Papoula, 181-182, 314-315
Pararistolchia, 247
Parasitaxus usta, 217-218
Para-tudo-do-campo, 325, 327
Parideae, 262
Parietaria, 396
Paris, 262
Parishella, 508, 510
Parkia, 8-9, *375-376*
P. sumatrana var. *streptocarpa*, *9*
Parkinsonia, 372, *375-376*
Parmentiera, 486, 488
Parnassia, 341-342, 353-354
Parnassiaceae, *231*, 341-342
Paronychia, 320, 323
"Paronychioideae", 320
"Paropsieae", 367
Parthenocissus, 346
Paspalum, 301
Passiflora, 75-76, 78, 105, 367
P. caerulea, *360*
P. incarnata, *360*, *368*, *556-557*
Passifloraceae, 97, *231*, 353-355, **367,** *368*
Pastinaca, 497
Pata-de-canguru, 282-283, 285
Pata-de-vaca, 372
Paullinia, 437-438
P. cupana, 437-438
Paulownia, 476, 482, 486, 488
Paulowniaceae, *475*
Pavetta, 467, 469
Pavonia, 425, 426
Paxistima, 353-354
Pecã, 408
Pectis, *512*
Pedicularis, 482, 485-486
Pediocactus, 330, 332
Peganum, 350-351
Pelargonium, 350
Pellaea, 199-200
Peltandra, 252
Peltophorum, 375-376
Pemphis, 414
Pennisetum americanum, 300-301
Penstemon, 482
P. canescens, *483*
Pentalinon, 472, *474*
Pentaphragmataceae, *231*
Pentaphylacaceae, 445, 446, 452
Pentaphylax, 452
Pentas, 469-470
Pentodon, 467, 469-470
Peperomia, 264, 247
P. glabella, *245-246*
P. humilis, *245-246*
P. obtusifolia, *245-246*
Peplis, 414
Pera, 132-133, 382, 384
Pereskia, 114-115, 330, 332
P. grandifolia, *94*
Peridictyon sanctum, *111*
Periplocoideae, 474
Persea, 242-244
P. americana, *239*, 242-244
Perseeae, 244
Pêssego, 382, 384
Petalonyx, 443
Petermannia, 259
Petiveria, 75-76, 78, *82-83*, 324-325
Petiveriaceae, *230*, *318-319*, 319-320, 324-325
Petraea, 488, 490-492
Petroselinum, 497
Petunia, 461
Peucedanum, 497
Phacelia, 466
Phaeoceros laevis, *160-161*
Phalaenopsis, 274
Pharoideae, 300-301
Phaseolus, 372, *375-376*
Phegopteris, 202
Phegopteróides, 202
Phellodendron, 429-430, 432
Phemeranthus, 328-330
Philadelpheae, 442
Philadelphus, 341-342, 442
Philesiaceae, 259
Philodendron, 252
Philydraceae, *230*, 280-281
Phlebodium, *204-205*
Phleum, 301
P. pratense, *90-91*
Phlox, *125-126*, 132-133, 457
Phlox cuspidata, *131-132*
P. divarcata var. *divaricata*, *458*
P. divaricata var. *laphamii*, *458*
P. drummondii, 131-132, 457
P. nivalis, *458*
Phoebe, 242-244
Phoeniceae, 278-279
Phoenix, 75-76, 78, 276, 278-279
P. dactylifera, *66-67*
Pholisma, 466
Phoradendron, 338
P. leucarpon, 338, *339*
P. rubrum, *339*
Phormiaceae, *230*, 264
Photinia, 384, 387-388
Phragmidium, 384
Phragmites, 109-110
P. australis, 126-127, 145
Phreatia, 272-273
Phryma, 482
Phrymaceae, *231*, *475*
Phryneae, 304, 306
Phthirusa, 335-336
Phylica, 387-389
Phyllanthaceae, *231*, 354-355, **359, 361-362**
Phyllantherium, 262
Phyllanthoideae, 359
Phyllanthus, 359, 361-362
Phyllocladaceae, 217-218
Phyllocladus, 172, 217-218
Phyllodoce, 454-455
Phylloglossum, 164-165, *189*
Phyllonoma, 493-494
Phyllonomaceae, 493-494
Phyllostachys, 300-301
Physalis, 461
P. heterophylla, *460*
P. ixocarpa, 461
P. walteri, *460*
Physaria, 410, 412
Physocarpus, 384, 387
Physostegia, 492-494
Physostoma elegans, *170-171*
Phytelephas, 276, 278
Phytolacca, 324-325
P. americana, *322*
P. americana var. *americana*, *323*
Phytolaccaceae, *230*, *318-319*, 319-320, **323-325**
Picea, *132-133*, 213
P. torano, *212*
Picramnia, 433, 435
Picramniaceae, 428-429, 433, 435
Picrodendraceae, *231*, 359, 361
Picrodendron, 359, 361
Pieris, 29, 54-55, 453-455, 548-549
P. floribunda, *27-28*
P. formosa, *27-28*
P. nana, *27-28*
P. phillyreifolia, *27-28*
Pilea, 396
Piloblephis, 492
Pilosocereus, 330, 332
Pilularia, 198
Pimenta de betel, 247
Pimenta dioica, 417-418
Pimpinella, 497
Pinaceae, 24-25, 90-91, *132-133*, 172-173, 175-176, *187*, 205-206, 208, 210-211, **211,** 213, 215
Pinckneya, 467, 469
Pinguicula, 488, 490-491
P. caerulea, *479*
Pinha, 240
Pinhão-manso, 356
Pinheiro Wollemi, 218-219
Pinheiros, 172, 213

Pinoideae, 213
Pinus, *132-133*, 172, 211, 213, 215
P. jeffreyi, 122-123
P. longaeva, 213, 215
P. palustris, *212*
P. ponderosa, 546
P. strobus, *174-175*, *213-215*
Piper, 247
P. aduncum, *239*
P. betel, 247
P. nigrum, 247
Piperaceae, *28-29*, 50, 228-229, *230*, **244-247,** 249-250
Piperales, 97, *178-179*, 179-181, 181-182, *225-226*, 228-229, *230*, 244-248
Piscidia, 375-376
Pisonia, 324-325
Pistache, 437
Pistacia vera, 437
Pistia, 252
Pisum, 372, *375-376*
Pitanga, 418, 420
Pitcairnia, 286-287
"Pitcairnioidea", 286-287
Pithecellobium, 372, 375-376
Pithecoctenium, 486, 488
Pittosporaceae, 97-98, *231*, 497, 499, 501
Pityopsis, 511
Placospermum, 316-317
Plagiobothrys, 466
Plagiogyriaceae, *187*, 199
Planchonia, 457
Planera, 389-391
Plantaginaceae, 97-98, *231*, *475*, 476-477, 480, **481-483,** 485-486
Plantago, 476, 482, 483
P. aristata, *478*
Plantas com sementes. *Ver* Espermatófitas
Plantas terrestres, 159-162
Plantas vasculares. *Ver* Traqueófitas
Plantas verdes, 1-2, 154-160
Plasmodium, 155-156
Platanaceae, 230, **316-317,** 369
Plátano, 316-317
Platanthera, 272-275
Platanus, 75-76, 78, 316-317
P. kerrii, 316-317
P. occidentalis, 75-76, 78, 126-127, *311*
P. orientalis, 126-127
Platycerium, 204-206
Platycladus, 215
Platyspermum, 420-421
Platystemon, 314-315
Platystemonoideae, 314-315
Plectranthus, 492-494
Pleopeltis, 204-205
P. polypodioides, *196*, 205-206
Pleurothallis, 272-273
Plocospermataceae, 475
Pluchea, 511, *512*
Plucheae, *512*, *515*
Plumbaginaceae, *230*, *318-319*, 320, 332
Pluméria, 472
Plumeria, 472, *474*
Poa, 124, *132-133*, 301
P. pratensis, *298*
Poaceae, 18, 34-35, 55-56, 116, *132-133*, 142-143, 230, 285-287, **296, 301**
Poales, 227, *230*, 276, 278, 280-281, 285-301
Podocarpaceae, 172-173, *187*, 208, 210-211, *213*, **215-218**
Podocarpus, 172, 215-217
P. macrophyllus, *212*, 215-217
Podophyllum, 313-315
P. peltatum, *313-314*
Podostemaceae, *231*, 353-354, 361-362
Podostemonaceae, 354
Podranea, 486, 488
Poeae, *110*
Pogonia, 272-275
Pogostemon, 493-494
Poikilospermum, 396
Polanisia, 420-421
Polemoniaceae, *231*, 445, 446, **457-458**
Polemonium, 457
Polianthes, 269
Poliesporangiófitas, *161-162*, 162
Poliothyrsis, 369, 371
Polyalthia, 240
Polycias, 501
Polycnemoideae, 325, 327
Polycnemum, 325, 327
Polygala, 377, 379
P. grandiflora, *378*
P. paucifolia, *378*
P. polygama, *369*, *371*
Polygalaceae, *231*, 372-373, **377, 379,** *378*
Polygaleae, 377, 379
Polygonaceae, *230*, *318-319*, 320, 332, **334,** *334-335*
Polygonales, 318-319
Polygonateae, 268
Polygonatum, 268
Polygonella, 334
Polygonineae, 318-320
Polygonium, 75-76, 78
Polygonum, 334
P. cuspidatum, *334-335*
P. pensylvanicum, *322*
P. sagittatum, *334-335*
P. scandens, *334-335*
P. virginianum, 334
Polypetalae, 50
Polypodiaceae, *187*, 194-195, **204-206**
Polypodiales, *187*, *191*, 194-195, 197, 199-206
Polypodium, *192*, *199-200*, 204-205
P. californicum, *204-205*
P. virginianum, 205-206
Polypremum, 475
Polyscias, 499, 501
Polyspora, 452
Polystachya, 272-273
Polystichum, 199-200, 204-205
P. lonchitis, *204-205*
Pomaderris, 387-388, 389
Poncirus, 429-430, 432
P. trifoliolata, *75-78*, *431*
Pontederia, 282-283, 285-286
P. cordata, *284*
Pontederiaceae, *230*, 280-281, **282-283, 285-286**
Ponthieva, 272-273
Pooideae, 110, 296-297, 300-301
Populus, 132-133, 369, 371
P. trichocarpa, 107
Porana, 462
Porlieria, 350
Porterella, 508, 510
Portlandia, 467, 469
Portulaca, 75-76, 78, 328-330
P. oleracea, 328-330, *329*
P. pilosa, *329*
P. 'sundial', *322*
"Portulacaceae", *230*, *318-319*, 319, 320, 328-330, 332
Posidoniaceae, *230*, 250
Potalia, 466-467
Potamogeton, 254, 256
P. nodosus, *255*
Potamogetonaceae, *230*, 250, **254, 256**
Potentilla, *132-133*, 382, 384, 387
Potentilleae, 387
Pothoideae, 252
Pothomorphe, 247
Pothos, 252
Pouteria, 448-450
P. campechiana, 448
P. mammosa, 448
Prasium, 493-494
Premna, 492-494
Prenanthes, 511
Primoplantae, 154-155, *155-156*
Primula, *448*, 450-452
P. elatior, 130-131
P. meadia, *451-452*
P. veris, 130-131
Prímula, 450, 414
Primulaceae, *231*, 445, 446, **450-452**
Primulaceae s.l., 445
Primuloideae, 451-452
Prionium, 286
Priva, 488, 490-491
"Pró-gimnospermas", 169, 171
Prosartes, *254*, *256*, 257, 258
Prosopis, *375-376*
Protea, 316-317
Proteaceae, *230*, 316, **316-317**
Proteales, *228-230*, 316-317
Proteoideae, 316-317
Protium, 437
Prunella, 492-494
Prunoideae, 384
Prunus, 75-76, 78, 80-81, *97*, 380, 382, 384, 387
P. armeniaca, 382, 384
P. avium, 382, 384
P. caroliniana, *385*
P. cerasus, 382, 384
P. domestica, 382, 384
P. dulcis, 382, 384
P. pensylvanica, *385*
P. persica, 382, 384
P. serotina, 380, 384, *385*
P. virginiana, *385*
Psaronius, 168
Psathyrostachys, *111*
Pseudanthus, 359, 361
Pseudobombax, 425
Pseudolarix, 211
Pseudomonotes, 428-429
Pseudophoenix, 276, 278
Pseudoroegneria, *111*
Pseudotaxus, 219-220
Pseudotrillium, 262
P. nivale, 262
Pseudotsuga, 172-173, *174-175*, 213, 215
P. menziesii, 213, 215
Psidium, 417-418, 420
P. guajava, 417-418
Psilófitas, 164-165, 168
Psilophyton forbesii, *165*, *167*
Psilotaceae, 86-87, 186, *187*, 190-191, **191-192,** *193*
Psilotales (Psilófitas), *163-164*, 164-165, 168, *187*, 191-192
Psilotum, 168, 191
P. nudum, *192*
Psiloxylon, 418, 420
Psittacanthus, 335-336
Psychotria, 75-76, 78, 467, 469-470
P. ipecacuanha, 367
Ptelea, 76, 78, 429-430, 432
Pteridaceae, *187*, 194-195, **200-201**
Pteridium
P. aquilinum, 199-201
P. caudatum, 199-200
Pteridophyllum, 314-315
Pteris, 199-201
Pternandra, 418, 420-421
Pterocarpus, 372, 375-376
Pterocarya, 408-410, 412
Pterospora, 453-455
Pterygota, 76, 78
Ptilimnium, 497
Ptilotus, 325
Ptychosperma, 278-279
Puelioideae, 300-301
Pulicaria, 511, *512*
Pulmonaria, 466
Punica, 75-76, 78, 414
Punicaceae, *231*, 414
Pupunha, 276, 278
Purshia, 380
Puschkinia, 269-270
Putranjiva, 359, 422-423
Putranjivaceae, *231*, 359
Puya, 286-287
Pycnanthemum, 492-494
Pycnostachys, 492, 493-494
Pyracantha, 384
Pyreae, *90*, 97, 132-133, 138-139, 387-388
Pyrenaria, 452
Pyrinae, 144, 387-388
Pyrodae, 384, 387-388
Pyrola, 453-455
Pyrolaceae, *231*, 453-454
Pyrostegia, 486, 488
Pyrrhopappus, *512*
Pyrularia, 338
Pyrus, 132-133, 382, 384
Quararibea, 426
Quercoideae, 400-401, 403
Quercus, 75-76, 78, *132-133*, 147, 400-401, 403, 543
Q. alba, *75-76*, *78-77*, *402*, 546
Q. carnelius-mulleri, *147*
Q. cerris, 401, 403

Schefflera, 499, 501
Schelhammera, 259
Schima, 452
Schinus, 437
Schisandraceae, *230*, 235-236
Schismatoglottis, 252
Schizaeaceae, *187*, 197
Schizaeales, *187*
Schizanthus, 461
Schizophragma, 442
S. hydrangeoides, *442*
Schlegelia, 482, 486, 488
Schlumbergera, 330, 332
Schoenocaulon, 262
S. dubium, *255*, *260-261*
S. officinale, *260-261*
S. texanum, *260-261*
S. yucatanense, *260-261*
Schoenocrambe, 420-421
Schoenolirion, 268
Schoenoplectus, *132-133*, 294, 296, *295*
Schoepfiaceae, *230*, 334-336
Sciadophyton, *163*
Sciadopityaceae, *187*, *213*
Sciadopitys, 215-217
Scilla, 269-270
Scindapsus, 252
Scirpus, *132-133*, 294, 296
S. articulatus, 294, 296
S. cespitosus, *295*
S. cyperinus, *295*
S. erismaniae, *295*
S. grossus, 294, 296
S. koilolepsis, 295
S. tabernaemontani, *75-78*, *295*
S. tuberosus, 294, 296
S. validus, *295*
Scleria, 294, 296
Sclerocactus, 330, 332
Scoliopus, *254*, *256*, 258
Scolopia, 369
Scoparia, 482
Scrophularia, 482, 484
Scrophulariaceae, *231*, *475*, 476, *476-477*, *480*, 482, **484,** 486, 488
Scutellaria, 492-493
Scytopetaloideae, 457
Scytopetalum, 458
Sebaea, 470-471
Sebastiania, 356
Secale, *111*
S. cereale, 301
Secamone, *472*, *474*
Secamonoideae, 474
Sechium, 398
Securidaca, 377, 379
Sedoideae, 342
Sedum, 342
S. pulchellum, *343*
S. pusillum, *343*
S. telephioides, *343*
S. ternatum, *343*
Selaginella, *163-164*, 164-165, *166*, 190-191
S. apoda, *189*
S. arenicola, *189*
S. harrisiana, *166*
S. myosurus, *189*
Selaginellaceae, *86-87*, 187, *188*, **189-191**
Selago, 482, 484
Semecarpus, 437
Semele, 268
Sempervivum, 342
Senecio, 511, *512*
Senecioneae, *512*, *515*
Senna, 372, *375-376*
S. bahamensis, *374*
S. obtusifolia, *374*
Sensitiva, 372
Sequoia, 213, 215-217
S. sempervirens, 215-217
Sequóia gigante, 215-217
Sequoiadendron, 213, 215-217
S. giganteum, 215-217
Sequoióides, *213*, 215-217
Serenoa, 276, 278-279
Sericocarpus, 511
Seringueira, 356
Seriphidium, *512*
Serissa, 467, 469
Serjania, 437-438
Sesuvioideae, 328-330
Sesuvium, 325, 327-330
Setaria, 301
Severinia, 429-430
Seymeria, 485-486
Shorea, 75-76, 78, 428-429
Sibara virginica, *424-425*
Sicyos, 398
Sida, 76, 78, 425, 426
Sidalcea, 425
Sideroxylon, 75-76, 78, 448-450
S. foetidissimum, *448*
Silene, 320
S. antirrhina, *321*
S. caroliniana, *321*
S. ovata, *321*
S. virginica, *321*
Silphium, 511
Simarouba, 76, 78, 433, 435
Simaroubaceae, 97-98, *231*, 428-429, *429-430*, 430, 432, **433, 435**
Simba, 433, 435
Simmondsiaceae, *230*, 318-319
Sinadoxa, 505
S. pubens, 505
S. racemosa, 505
Sinapis alba, 420-421, *421-422*
Sinningia, 481
Siparunaceae, *230*, 242-243
Siphocampylus, 508, 510
Siphonochilus, 302
Siphonoglossa, 488
Sisyrinchieae, 272-273
Sisyrinchium, 272-273
Sium, 497
Smilacaceae, *230*, *254*, *256*, 257, **259-260,** 275-276
Smilax, 259
S. aspera, 259
S. glauca, *255*
S. herbacea, *260*
Socratea, 278-279
Soja, 372
Solanaceae, 132-133, *231*, **459-462**
Solanales, *229*, *231*, 459-466
Solanoideae, 461
Solanum, 75-76, 78, 80-81, 461, 462
S. betacea, 461
S. chmielewskii, 7-8
S. dulcamara, *464*
S. lycopersicon, 107, 461, *464*
S. melongena, 461
S. tuberosum, 107, 461
Soleirolia, 396
Solidago, 511, *512*
S. sempervirens, *7-8*
Sonchus, 511, *512*
Sonerilla, 418, 420
Sonneratia, 414
Sonneratiaceae, *231*, 414
Sophora, 75-76, 78
Sorbaria, 387
Sorbarieae, 384, 387
Sorbus, 132-133, *132-133*, 384, 387-388
S. aucuparia, *383*
Sorghum, 90-91, 301
S. bicolor, 107, 300-301
Sorgo, 107, 300-301
Spaghenticola, 511
Sparganiaceae, *230*
Sparganium, 290
Spartina, 141-142, 301
S. alternifolia, 141-142
S. anglica, 141-142
S. maritima, 141-142
S. × *townsendii*, 141-142
Spathicarpa, 252
Spathiphyllum, 252
Spathodea, 486, 488
S. campanulata, *479*
Spergula, 320
Spergularia, 320
Spermacoce, 467, 469-470
Spermolepis, 497, 499, 501
Sphaeralcea, 425, 426
Sphaeranthus, *512*
Sphaeropteris, 199
Sphagnum, 161-162
Sphenotoma dracophylloides, *27-28*
Spigelia, 467, 469
Spinacia oleracea, 325, 327
Spiraea, 384, 387
Spiraeanthus, 387
Spiraeeae, 138-139, 384, 387
Spiraeoideae, 384, 386, 387
Spiranthes, 272-275
Spirodela, 252
Spirogyra, 158-159, *159-160*
Spondiadeae, 437
Spondias, 437
Sporobolus, 301
Sprengelia incarnata, *27-28*
Stachys, *479*, 492-494
Stachytarpheta, 488, 490-491
Stamnostoma huttonese, *170-171*
Stangeria, 206-208
Stangeriaceae, 206-208
Stanhopea, 71-72
S. wardii, *71-72*
Stanleya, 420-421
Stapelia, 472, 474
Staphyleaceae, 350
Staticoideae, 320
Staudtia, 242-243
Staurastrum, *159-160*
Stegnosperma, 324-325
Stelis, 272-273
Stellaria, 320
Stemmadenia, 475
Stemonaceae, 275-276
Stenandrium, 488
Stenanthium, 33-34, 262
Stenaria, 467, 469
Stenogonum, 334
Stenomeris, 275-276
Stephania, 308
Stephanomeria, 126-127
S. exigua subsp. *coronaria*, 126-127
S. malheurensis, 126-127, 129-130
Sterculia, 75-78, 425-427
Sterculiaceae, *231*, 425
Sterculioideae, 425, *427-428*
Stewartia, 452
Stewartieae, 452
Stigeoclonium, *158-159*
Stigmaphyllon, 76, 78, 354-355
Stilbocarpa, 499, 501
Stillingia, 356, 359
Stipa, 301
Stipagrostis, 107-110
Stipeae, *110*, 111
Stipulicida, 320
Stratiotes, 254
Strelitziaceae, *230*, 304
Streptanthus, 420-421
Streptocarpus, 481
Streptochaeta, 34-35, 300-301
Streptopus, *254*, *256*, 257, 258
Striga, 485-486
Strobilanthes, 488
Strobus, 213, 215
Strophanthus, 472
Struthanthus, 335-336
Strychnos, 467, 469
Stuckenia, 254, 256
Stylidiaceae, *231*, 506
Stylisma, 462
Stylophorum, 314-315
Styphelia, 454-455
Styphelioideae, 454-455
Styracaceae, *231*, 446
Suaeda, 325, 327
Suksdorfia, 342
Sullivantia, 340
Suriana, *433*, *435*
Surianaceae, *231*, 372, 372-373, 433, 435
Sutera, 484
Swartzia, 372, 374-375
Swertia, *97-98*, 470-471
Swietenia, 75-76, 78, 432-433, 435
S. mahagoni, *432-433*
Swietenioideae, 432-433
Syagrus, 75-76, 78, 276, 278-279
Symbegonia, 398
Sympetalae (clado das Asterídeas), 113, *231*, 441-458
Symphoricarpos, 504-505
Symphyotrichum, 511, *512*
Symphytum officinale, *464*, 466
Symplocaceae, *231*, 446
Symplocarpus, 252

Syngonanthus, 292
Syngonium, 252
Synsepalum, 448-450
S. dulcificum, 448
Syringa, 480, 481
Syzygium, 417-418, 420
S. aromaticum, 417-418
S. jambos, 417-418
S. malaccense, 417-418, 420
Tabaco, *90-91*
Tabebuia, 486, 488
Tabernaemontana, 472, *474*, 475
Tacca, 275-276
Taccaceae, 275-276
Taeniatherum caput-medusae, *111*
Taeniophyllum, 272-273
Taeniopteris, 171
Tagetes, 511, *512*
Taioba, 252
Takakia, 161-162
Takhtajania, 244-245
Talauma, 237
Talinopsis, 328-330
Talinum, 328-330
Tamareira, 66-67, 276, 278-279
Tamarindo, 372
Tamarindus, 75-76, 78, 372, 375-376
Tamija, 302
Tamus, 275-276
Tanaceto, 511
Tanacetum, *512*
Tapinanthus, 335-336
Taraxacum, 75-76, 78, 147, 511, *512*, 515
T. officinale, *90-91*
Taraxia, 414
Tarenna, 467, 469
Taro, *252*
Tarumã, 492
Tasmannia, 244, 244-245
Taxaceae, 172-173, 208, 210-211, *213*, **218-220**
Taxodiaceae, *187*, 215-217
Taxodióides, *213*
Taxodium, 172-173, 213, 215-217
Taxus, 172, 219-220
T. baccata, *212*
T. floridana, *218-219*
Teca, 492
Tecoma, 486, 488
Tecoma, 486, 488
Tectariaceae, *187*, 199-200
Tectona, 491-494
Telekia, *512*
Telepteridóideas, 202-203
Tellima, 340
T. grandiflora, 110
Telopea, 316-317
Tephrosia, 372, *375-376*
Terminalia, 54-55, 75-76, 78, 416
Ternstroemia, 452
Ternstroemiaceae, *231*, 445
Ternstroemioideae, 452
Tetracentraceae, *230*, 316
Tetrachondraceae, *231*, 475
Tetracoccus, 361
Tetradoxa, 505
Tetragonia, 325, 327-330
Tetrapanax, 501
Tetrapterys, 354-355
Tetrazygia, 418, 420-421
T. bicolor, *419*
Teucrioideae, 492-493
Teucrium, 492-493
Thalamiflorae, 50
Thalassia, 254
Thalia, 304, 306
"Thalictroideae", 312
Thalictrum, 312
Thamnochortus, 296
Thaspium, 497
Theaceae, *231*, 445, 446, **452**
Theeae, 452
Thelocactus, 330, 332
Thelypteridaceae, *187*, 194-195, **202-203**
Thelypteris, 202
T. noveboracensis, *202*
Themidaceae, *230*, 263, 265-266, 269-270
Theobroma cacao, *424-425*, 425
Theoideae, 452
Theophrastaceae, *231*, 450
Thesium, 338
Thespesia, 75-76, 78, 425, 426
T. populnea, *424-425*
Thevetia, 470-471, 474, *474*
Thinopyrum
T. bessarabicum, *111*
T. junceiforme, *111*
Thlaspi, 420-421
Thouinia, 437-438
Thrinax, 276, 278-280
Thuja, 213, 215
Thunbergia, 488
Thunbergioideae, 488
Thuranthos, 269
Thurniaceae, 286
Thymelaeaceae, *231*, 423
Thymus, 492-494
Thyrsopteridaceae, *187*, 199
Thysanolaena, 109-110
Tiarella, 340
Tibouchina, 418, 420-421
Ticodendron, 404
Ticondendraceae, *231*
Tigrideae, 272-273
Tigridia, 272-273
Tília, 425
Tilia, 80-81, 425-427
Tiliaceae, *231*, 425
Tilioideae, *427-428*
Tillaea, 342
Tillandsia, 286-287
T. hotteana, *289*
T. recurvata, 286-287, *288*
T. usneoides, 286-287, *288*
Tillandsioideae, 286-287
Tinospora, 308
Tipuana, 375-376
Tipularia, 272-273
Tmesipteris, 168, 191
Tococa, 420-421
Toddalioideae, 429-430
Todea, 197
Tofieldia, 262
Tofieldiaceae, *230*, 262
Tolmiea, 340
T. menziesii, 90-91
Tomate, 107, 461
Tomate de árvore, 461
Topete-de-cardeal, 372
Topobea, 420-421
Torenia, 482
Torilis, 497
Toronia, 316-317
Torreya, 219-220
Tournefortia, 466
Tovariaceae, 97, 422-423
Toxicodendron, 75-76, 78, 437, 543
T. vernicifluum, 437
Toxicoscordium, 262
Trachelospermum, 472, *474*
Tradescantia, 280-281, 282
Tradescantieae, 282
Tragia, 356, 359
Tragopogon, 140, 141, 511, *512*, 515
T. dubius, 141
T. mirus, 141
T. miscellus, 141
T. porrifolius, 141
T. pratensis, 141
Trapa, 414
Trapaceae, *231*, 414
Traqueófitas, *2*, 159-162, 185, *187*. *Ver também o Índice Remissivo*
Trautvetteria, 312
Trebouxiophyaceae, 157-159
Trema, 379, 390-391
T. lamarckiana, *392*
T. micrantha, *383*, *392*
Triadenum, 362-363
T. virginianum, *362-363*
T. virginicum, *361*
T. walteri, *362-363*
Trianthema, 325, 327
Tribuloideae, 350-351
Tribulus, 350-351
Trichilia, 432-433, 435
Trichophorum, 294, 296
T. cespitosum, *295*
Trichopus, 275-276
Trichostema, 492-493
Trichostigma, 324-325
Tricolpadas (clado das Tricolpadas), 179-181, *230-231*, 307-346
"Tricolpadas basais", *228-230*
Tricolpadas-núcleo, *230-231*, 318-346
Tricyrtis, *254*, *256*, 257, 258
Trientalis, 450-452
Trifolium, 75-76, 78, 372, 375-376, *375-376*
Trigo, *90-91*, 300-301
Trigonobalanus, 400-401, 403
Trigridia, 272-273
Trilliaceae, *230*, 262, 275-276
Trillium, *254*, *256*, 260, 262
T. cuneatum, *255*
Trimeniaceae, 235-236
Trimerófitas, 164-165
Trimezia, 272-273
Triodanis, 75-76, 78, 508, 510
T. perfoliata, *507*
Triphasia, 429-430, 432
Triphora, 272-273
Tripladenia, 259
Triplaris, 334
Tripterocalyx, 324-325
Triteleia, 269-270
Triticale, 132-133
Triticeae, *110*, 111
Triticum
T. aestivum, 90, *90-91*, 300-301
T. monococcum, *111*
Triumfetta, 425
T. pentandra, *426*
T. semitriloba, *426*
Trochodendraceae, *228-230*, 316
Trochodendrales, *28-29*
Trollius, 312
T. europaeus, 312
Tropaeolaceae, 422-423
Tropaeolum, *97*
Tsuga, 213
Tulbaghia, 269-270
Tulipa, 258
Tulipa, 258
Turneraceae, 97, 353-354
Turraea, 432-433
Typha, 290
T. angustifolia, *290-291*
T. domingensis, *289*
T. latifolia, *290-291*
Typhaceae, *230*, 285-286, **290,** *291*
Ulmaceae, *231*, 377, 379-380, **389-391**
Ulmus, 76, 78, 389-391
U. americana, *383*, *389-390*
U. crassifolia, *389-390*
U. rubra, *75-76*, *78-77*, *389-390*
Ulvophyceae, 157, 159-160, 162
Umbelliferae, 495, 497-499, 501
Umbellularia, 242-244
Uncinia, 294, 296
Unha-de-gato, 486, 488
Unikonta, *155-156*
Uniola paniculata, *289*
Urena, 425, 426
Urera, 396
Urginea, 269
Urtica, 396
U. chamaedryoides, *393*, *395*
U. dioica, *393*, *395*, *396*
Urticaceae, *231*, *377*, *379*, 379, 380, **392-393, 395-396**
Urticales, 377, 379, 424-425
Uskiella spargens, *163*
Utricularia, 488, 490-491
U. inflata, *479*
Utriculária, 488, 490-491
Uva, *105*
Uva-japonesa, 387-388
Uvaria, 240
Uvularia, *254*, *256*, 257-259
Uvulariaceae, *230*, 258, 259
Vacciniaceae, 453-454
Vaccinioideae, 454-455
Vaccinium, 30-31, 75-76, 78, *97-98*, 131-132, 453-455
V. corymbosum, *90-91*, 546
V. macrocarpon, *27-28*
V. racemosum, *448*
V. sect. *Oxycoccum*, 30, *31*

Valeriana, 501, 504-505
V. scandens, 502
Valerianaceae, *231,* 504-505
Valerianella, 504-505
Vallesia, 474
Vallisneria, 254
Vancouveria, 313-315
Vanda, 274-275
Vanilla, 272-275
V. planifolia, 274
Vanilloideae, *274,* 274-275
Vatica, 428-429
Vauquelinia, 384, 387-388
Veitchia, 276, 278-279
Veratrum, 262
Verbascum, 46-47, 482, 484
V. lychnitis, 549-550
V. nigrum, 549-550
V. virgatum, 478
Verbena, 76, 78, 488, 490-491
V. stricta, 491-492
Verbenaceae, 97, *231, 475,* 476-477, 480, **488, 490-492**
Verbenoideae, 491-492
Verbesina, 511, *512*
Vernonia, 75-76, 78, 511, *512*
Vernonieae, *512,* 515
Verônica, 482
Veronica, 482, 483
Veronicaceae, 482
Veronicastrum, 482
Viburnum, 231, 501, 504-505
V. sargentii, 502
Vicia, 90, 372, *375-376*
V. ludoviciana, 75-76, 78-77, 374-375
V. ternatum, 546
Victoria, 235-236
Viguiera, 512
Villadia, 342
Villarsia, 470-471
Vinca, 472, *474*
V. minor, 468
Viola, 75-76, 78, 367
V. primulifolia, 364, 366
V. sororia, 361
Violaceae, *231,* 353-355, **364, 366-367**
"Violales", 353-354
Violeae, 367
Violeta africana, 481
Viridiplantae, 154-155
Viridófitas, 154-155, *155-156,* 156-160
Virola, 242-243
Viscaceae, *230,* 334-336, 338
Viscum, 338
V. album, 338
Vismia, 362-363
Vitaceae, *230,* **346-348,** 441
Vitales, *228-230,* 346-348
Vitex, 491-494
V. agnus-castus, 479
"Viticoideae", 493-494
Vitis, 346
V. rotundifolia, 346-347
V. vinifera, 105
V. vulpina, 346-347
Vitória-régia, 233
Vittaria, 200-201
Vivianiaceae, 350
Vochysiaceae, *231,* 412
Volvox, 157
Voyria, 470-471
Vriesia, 286-287
Vulpia fasciculata, 131-132
Wahlenbergia, 508, 510
Wallenia, 450-452
Waltheria, 425
Warea, 420-421, 423
Washingtonia, 276, 278-279
Weigela, 501, 504-505
Welwitschia, 28-29, 172, 172-173, 219-221
W. mirabilis, 174-175
Welwitschiaceae, *187,* 220-221
Whipplea, 442
Wilkesia, 8
W. gymnoxiphium, 8
W. hobdyi, 8
Willdenowia, 296
Williamsonia sewardiana, 177
Winteraceae, *28-29,* 179-181, 227, *230,* **244-245**
Wisteria, 325, 327, *375-376*
Wodyetia, 276, 278-279
Wolffia, 252
Wolfiella, 252
Wollemia, 213
W. nobilis, 218-219
Woodsia, 199-200
"Woodsiaceae", *187,* 194-195, 202-203
Woodwardia, 204
W. areolata, 202-203
Wurmbea, 259
Xanthocyparis, 215-217
Xanthophyllum, 377, 379
Xanthorhiza, 312
Xanthorrhoeaceae, *230,* 263, 265-266, 272
Xanthorrhoeaceae s.l., *263, 265,* 265-266, 272
Xanthosoma, 252
Xerophyllum, 262
Xiphidium, 282-283, 285
Xylopia, 240
Xylosma, 369
Xyridaceae, *230,* 285-286, **292,** *293*
Xyris, 292
X. brevifolia, 293
X. fimbriata, 293
Ylang-ylang, 240
Youngia, 512
Yucca, 66-67, 69-70, 257, 268, 269
Y. filamentosa, 70
Yuccoideae, 264, 269
Zamia, 207-208
Z. floridana, 207-208, *209*
Zamiaceae, *187,* 206-207, **207-208,** *209*
Zamioculcas, 252
Zannichellia, 254
Zannichelliaceae, *230,* 250, 254
"Zanonioideae", 398
Zantedeschia, 252
Zanthoxylum, 75-76, 78, 429-430, 432
Z. clava-herculis, 434
Zea, 90-91, 301
Z. mays, 107, 124, 300-301
Zelkova, 389-391
Zephyranthes, 270-271
Zeuxine, 272-275
Zigadenus, 262
Zingiber, 302
Zingiberaceae, 55-56, *230,* **302-304**
Zingiberales, *227, 230,* 276, 278, 301-307
Zingiberoideae, 302
Zinnia, 511, *512*
Zippelia, 247
Zizania aquatica, 301
Zizia, 497
Ziziphoides, 389
Ziziphus, 389
Z. jujuba, 387-388
Zooxanthellae, 156
Zosteraceae, *230,* 250
Zosterófitas, *163-164*
Zosterophyllum deciduum, 166
Zygnematales, *157,* 158-160
Zygogynum, 244-245
Zygophyllaceae, *230,* **350-351**
Zygophyllales, *228-230,* 346, 350-351
Zygophylloideae, 350-351
Zygophyllum, 350-351

ÍNDICE

Números de página em *itálico* indicam informações em ilustrações ou tabelas.

A origem das espécies (Darwin), 7-8, 120-121, 144
Abacate, 242-243
Abelhas como polinizadores, 67-72
Abelhas e isolamento reprodutivo em plantas, 129
Abelhas Euglossini, 71-72
Aberturas
  colpadas, 94
  poradas, 94
  sulcadas, 94
  zonadas, 94
Acaule, 55
ACCTRAN, 32
Ácido desoxirribonucléico, *Ver* DNA
Acúleos, 55
Adanson, Michel, 46-47
Adaptação e aptidão, 122-123
Adaptação em síndromes de polinização, 8-9
Adnação, 63-65
Agamoespécies, 147
Agamospermia
  agamoespécies, 147
  descrição, 88-90, 142-143
  isolamento reprodutivo, 129-131
Alcalóides, 95-96
  benzil isoquinolínicos, 96
  de tropano, 96
  indólicos do tipo secologanina, 96
  indólicos, 96
  isoprenóides, 96
  pirrolizidínicos, 96
Alergias, 213, 215
Alopoliploidia
  especiação, 140-142
  visão geral, 90-91
Alteração do hábitat, 131-132
  Amelanchier, 133-136
  análise morfológica quantitativa, 133-134, 136
  conseqüências evolutivas, 132-134
  definição, 131-132
  diplóide, 135, 137-138
  distúrbios antrópicos, 131-132
  especiação, 119
  especiação híbrida, 135, 137-139
  espécies que hibridizam facilmente, 147
  evidências de, 133-135, 137
  freqüência de, 132-133
  interespecífica, 132-139
  intergenérica, 131-133
  introgressão, 135, 137-138
  poliploidia, 140-143
  prováveis híbridos, 135, 137
  reconstrução de filogenias, 30, 138-139, *140*
  visão geral, 149
Alternância de gerações, 156
Amarolida, *97-98*
Ambigüidade, 24-25, 31
Amentos, 74
Amostragem aleatória com substituição, 29
Anagênese, 123
Análise cladística *Ver* Análise filogenética
Análise de Bootstrap, 29
Análise de componentes principais (PCA), 136
Análise de sítios de restrição, 115-116
Análise filogenética
  argumentação hennigiana, 20-21
  árvores de consenso, 24-26
  atração de ramos longos, 20-23
  avaliação de árvores evolutivas, 27-29
  avaliação de similaridade em caracteres, 14-15
  caracteres herdáveis, 14
  caracteres homólogos, 14-15
  construção de filogenias, 13-14
  desenvolvimento de uma árvore evolutiva, 18-22
  enraizamento de árvores evolutivas, 15-17
  estados de caráter, 14-15
  grupos monofiléticos, 5-6, 17, 18
  hibridização, 30, 138-139, *140*
  homoplasia, 19, 21-23
  limitações dos caracteres morfológicos, 15-17
  mapeamento de caracteres em árvores evolutivas, 29-32
  máxima verossimilhança, 21-25
  métodos bayesianos, 24-25
  modificações evolutivas em caracteres, 25-28
  redes, 14-15
  uma visão geral, 3-5, 18-19
Análise multivariada, 133-134
Análises sem pesagem, 27-28
Anatomia
  Kranz, 84
  nodal, 82-83
Ancestral em comum, 4-5
Anderson, Edgar, 47-48, 135, 137
Andrena (abelha) *129*
Androceu, 60-62
Androginóforo, 64, 66
Anéis de crescimento, 82-83
Aneuploidia, 90-91, 124
Angiosperm Phylogeny Group, 225-226
Angiospermas
  caracteres reprodutivos, 172-173, 175
  ciclos de vidas, *62-63*, 175
  clado principal, 175-176
  classificações históricas, 50
  crescimento secundário, 86-87
  em relação às Gnetales, 219-220
  embriologia, 86-88
  famílias, *230-231*
  flores, 175
  formas de crescimento, 179-182
  "hipótese das antófitas", 186
  importância, 2
  monofilia, 225
  morfologia do fruto e dispersão, 179-181
  números cromossômicos, 90
  período de origem, 175-176
  polinização por insetos, 179-181
  poliploidia, 140
  relações filogenéticas com outros grupos, 24-26, 175-178
  relações filogenéticas, 28-29, 178-181, 225-229
  sementes, 88-89
  significado do termo, 185
  tipos de pólen, 95-96
  xilema secundário, 81
Annals of the Missouri Botanical Garden, 113, *560-561*
Anteras, 61-62, 93
  extrorsas, 61-62
  introrsas, 61-62
Anterídio, 86-87, 162
Anteridiógenos, 190-191
Anterozóides, 190-191
Antípodas, 87-88, 175
Antocianinas, 96
Antophora erschowi (abelha), *129*
Ânulo, 165, 167, 190-191, 194-195
Apigenidina, *96*
Apomixia, 142-143 *Ver também* Agamospermia
Aptidão, 122-123
Aquênios, 75-78
Argumentação hennigiana, 20-21
Arilfenalenonas, 282-283, 285
Arilo, 78-79, 212, 219-220
Arquegônio, 86-87, 162
Árvore
  da vida, *155-156*, 561-562
  de consenso de regra de maioria, 24-25
  de consenso estrito, 24-25, *25-26*
  de consenso semi-estrito, 24-26
  de consenso, 24-26
  de espécies vs. árvores de genes, 109-111
Árvores (plantas), 54-55
Árvores (taxonômicas)
  árvores de Steiner, 41 *Ver também* Árvores evolutivas
  histórico, 41-44
  Königsberger Stammbaum, 48-49
Árvores evolutivas
  avaliação, 27-29
  definição, 4-5
  desenvolvimento, 18-22
  enraizadas, 15-17
  mapeamento de caracteres, 29-32
  topologia, 14
Árvores filogenéticas, 4-5, 44 *Ver também* Árvores evolutivas

ATP sintetase, 113
Atração dos ramos longos (*long-branch attraction*), 20-23, 109-110
Autapomorfia, 22-23
Autocompatibilidade, 129-130
Autofertilização, 129-130, 142-143
Autogamia, 129-130, 142-143
Auto-incompatibilidade, 71-73
  esporofítica, 72-73
  heteromórfica, 72-73
  monomórfica, 71-73
Autopolinização, 71-72, 142-143
Autopoliploidia e especiação, 142-143
Autor e nomenclatura botânica, 546
Aves
  como polinizadoras, *69-70*, 129-130
  dispersão de frutos e sementes, 80-81
Axilas foliares, 55-56
Bacillus amyloliquefaciens, 115n
Bactéria, *155-156*
Báculo (em samambaias), 164-165, 194, 204
Báculo, *95-96*
Bagas, 75-78
Bainhas dos feixes vasculares, 84
Balder, 338
*Bam*HI, 115
Barlett, H. H., 47-48
Barreiras de isolamento reprodutivo
  classificação, 128-132
  hibridização, 131-139
  introgressão, 132-135, 137
  origens, 131-132
  prevenção do fluxo gênico, 126-127
Base de dados TROPICOS, 561-562
Bases de dados, 558, 560-561
Bases de dados sobre sistemática na Internet, 558, 560-562
Beija-flores, 129-130
Bentham, George, 41-43, 45-47
Bessey, Charles Edwin, 41, 43, 50
Betalaínas, 96
Betanina, *96*
Betulina, 97-98
Bianuais, 54-55
Biés, 26-28
Binomiais, 45-46, 546-547
Biogeografia, 9
Bioinformática, 107
Bivalentes, 90
BMAA, 206-207
β-metilamino-L-alanina (BMAA), 206-207
Borboletas, *69-70*
Botânica, 40-41
  filosófica, 40
  sistemática, 41
Botão floral, 55-56
Brácteas, 60-61
Bractéolas, 60-61
Braquiblastos, 54-55
Brown, Robert, 50, 301
Bulbos, 55
Buscas de *Branch and bound*, 20
Buscas heurísticas, 20-21
Cadeias de polipeptídeos, 98-99
Caesalpinus, Andreas, 40
Cálice, 61-62
Camada basal, *95-96*
Câmbio vascular, 81, 168, 169, 171
Candolle, Augustin-Pyramus de, 46-48, 50
Cânfora, *97*, 242-243
Capítulo, 74, 75
Capsicina, 461
Cápsula indeiscente, 75-76, 78
Cápsulas, 75-76, 78
Captura de cloroplasto, 137-139
Caracteres
  bimodais, 25-26
  binários, 25-26
  com pesos, 26-28
  definição, 5
  determinação de monofilia, 18
  fenética, 35-36
  formação de *taxa* superiores, 45-48
  herdáveis, 14
  homólogos, 14-15
  índices de consistência, 21-23
  lenho, 81-83
  mapeamento em árvores evolutivas, 29-32
  micromorfológicos, 81
  não informativos, 22-23
  noções históricas, 48-49
  pesagem, 26-28 *Ver também* Caracteres anatômicos, Caracteres moleculares e Caracteres morfológicos
  plesiomórficos, 18
  probabilidade de modificações evolutivas, 25-28
  problemas de sobreposição e variabilidade, 15-17
  simplesiomórficos, 17-18
  sinapomórficos, 17, 18
  taxonomia numérica, 47-48
  ultra-estrutura e micromorfológicos, 81
  ultra-estruturais, 81
Caracteres anatômicos
  anatomia floral e desenvolvimento, 86-87
  arranjo do floema e xilema no caule, 86-87
  atributos, 81
  cristais, 84-85
  e sistemática, 48-49
  estruturas secretoras, 84-85
  floema, 82-83
  folhas, 83-84
  nós, 82-83
  xilema secundário, 81-83
Caracteres moleculares
  genes de cloroplasto, 112-113
  genes mitocondriais, 113
  genes nucleares, 113-115
  regiões espaçadoras de cloroplasto, 113
  uma visão geral, 110-112
Caracteres morfológicos
  análise quantitativa da hibridização, 133-134, 136
  caule, 5
  classificação, 5
  duração e hábito, 54-55
  filogenia, 4-5
  flores, 6
  folhas, 5
  gemas, 5
  importância para a sistemática, 146-147
  mapeamento em árvores evolutivas, 30-32
  modificações evolutivas, 25-28
  problemas de sobreposição e variabilidade, 15-17
  que separam grupos, 33-34
  raízes, 5
Carbonato de cálcio, 84-85
Cardenólidos, 97-98
Cariopse, 75-78
Cariótipos, 92
Carmim, 92
Carpelos, caracteres morfológicos, 61-64, 66, 175
Carpelos no grado ANITA, 225-227
Carúnculas, 78-79
Carvona, *97*
Casca, 218-219
Catáfilos, 205-207
Categorias
  e categorização, 34-36
  hierárquicas, 34-35
  linneanas, 34-36, 546-548
  taxonômicas superiores, 45-49
Caucho, 356
Caule
  arranjo do xilema e floema, 86-87
  atributos, 54-56
  lenhosos, 55-56
  ortotrópicos, 54-55
  plagiotrópico, 54-55
Caulescência, 55
Cauliflora, flor ou inflorescência, 74
Célula(s)
  crivadas, 82-83
  generativa, 95-96
  mirosina, 421-422
  subsidiárias, 83, 84
  vegetativa, 95-96
Células-guarda, 83
Celulose, 81
Centrômero, 92
Ceras epicuticulares, 83, *84*
Chamorro (povo), 206-207
Chave
  acesso múltiplo, 557-558, *558*, *560*
  dicotômica, 557-558, *559*
  identificação, 41, 556-558, *558-560*
  indentada, 557-558, *559*
  pareada, 557-558, *559*
Chave de identificação de
  Alismatales, 250
  Apiales, 497
  Asparagales, 264
  Asterales, 506
  Caryophyllineae, 319
  Commelinales, 280-281
  Coníferas, 211
  Cornales, 441
  Cycadales, 206-207
  Dipsacales, 501
  Ericales, 446
  Fabales, 372
  Fagales, 400-401
  Gentianales, 466-467
  Lamiales, 476-477, 480
  Licófitas, 188
  Liliales, 257
  Magnoliales, 237
  Malpighiales, 354-355
  Malvales, 423
  Myrtales, 410, 412
  Piperales, 244-245
  Poaceae, 296-297
  Poales, 286
  Polygonineae, 332
  Proteales, 316
  Ranunculales, 308
  Rosaceae, 384
  Rosales, 380
  Samambaias leptosporangiadas, 194-195
  Santalales, 335-336
  Sapindales, 430, 432
  Saxifragales, 341-342
  Solanales, 461
  Traqueófitas, 186
  Zingiberales, 304
Chiastochaeta (mosca), 312
Chmielewski, Tadeusz, 7-8
Chocolate, 425
Cianobactérias e raízes coralóides, 205-207
Cianogênese, 97
Cicasinas, 205-208
Cicatrizes, 55
Ciclos de vida
  das angiospermas, 175
  das estreptófitas, 158-160
  das primeiras plantas terrestres, 162
  diversidade, 155-156

e alternância de gerações, 156
primeiras plantas vasculares, 163-164
Cimas, 73-74, *74*
Cimas escorpióides, 73-74, *74*
Cimas helicóides, 73-74, *74*
Cipsela, 75-76, 78
Cistólitos, 84-85
CITES (Convention on International Trade in Endangered Species), 556-557
Cladogênese, 123
Cladogramas, 4-5 *Ver também* Árvores evolutivas
Clados, 6, 33-34
Clados diagnosticados, 33-34
Classes, 46-47
Classificação
auxiliares da memória, 45-46
definição, 6
definição dos *taxa* e das categorias, *548 Ver também* Classificações filogenéticas
delimitação dos *taxa* superiores, 45-49
derivações e propósitos, 13
filogenéticas; relações filogenias, 13, 48-49
preocupação com grupos "naturais" e a estabilidade nomenclatural, 40-41
um contexto histórico, 39-51
Classificações filogenéticas
hierarquias, 34-36
importância, 32
metas, 32
nomeação de grupos, 33-34
Classificações filogenéticas comparadas com
a fenética, 35-37
a taxonomia evolutiva, 36-37
Cleistogamia, 129-130
Clina, 124-125
Clipes, 47-48
Coalescência, 146-147
Código Internacional de Nomenclatura Botânica (ICBN), 35-36, 543-551
Códons, 107-108
Coevolução, 66-67
Colapso do híbrido, 130-132
Colchicina, 259
Colênquima, 81
Coleópteros, *69-70*
Coleta e identificação de espécimes de plantas, 553-562-563, *555*
Columelas, *95-96*
Complexo
agâmico, 147
híbrido, 132-133, 135, 137
Conação, 63-65, *64, 66*
Conceito
autopoliploidia, 90-91
biológico de espécie (CBE), 144-147
diagnóstico de espécie, 145
espécie baseado em apomorfias, 145
espécie por isolamento (CEI), 144
espécie por reconhecimento (CER), 145
evolutivo de espécie, 145
fenético de espécie, 145
filogenético de espécie (CFE), 145
genealógico de espécie (CGE), 146-147
Condorcet, Marie Jean Antoine Nicolas Caritat de, 46-47
Conectivo, 61-62
Cones, 172-173, 208, 210-211, *212*
Cones seminíferos *Ver* Cones
Coníferas
e Gnetales, 219-220
embriologia, 86-87
grupos principais, 211-220
relações filogenéticas com outros grupos, 24-25, *25-26*
uma visão geral, 208, 210-211, *212*
Contraceptivos orais, 269
Convention on International Trade in Endangered Species (CITES), 556-557
Convergência
como paralelismo, 19
evolutiva, 19, 135, 137
vs. hibridização, 135, 137
Corimbos, 73-75
Corinanteína, *96*
Cormos, 55
Corola, 61-64, 86-87
Corona, 62-64
Cortisona, 7-8
Cotilédones, 78-79, 88-89
cpDNA. *Ver* DNA de cloroplasto
Crescimento pseudomonopodial, 164-165
Cristais, 84-85
Critérios de Remane, 14-15
Cromossomos
bacterianos artificiais (BACs), 107
estrutura, 92
homólogos, 124
métodos de estudo, 93
número, 90-91
recombinação gênica, 124
sexuais, 208, 210-211
Cronquist, Arthur, 43, *44*, 48-50
Crossing-over, 124
Cultivares, regras de nomenclatura, 549-551
Cúpulas, 169, 171, 401, 403
Curare, 308
Cutícula, 83, 162
Dados de seqüências de DNA
alinhamento de seqüências, 107-108
análise, 107-110
conservação de seqüências, 124
estados de caráter não-ordenados e reversíveis, 26-27
"*fingerprints*", 115
geração de, 106-107
pesagem de caracteres, 27-28
Dados de seqüências de *rbcL*, 113-115
Dahlgren, Rolf, 44, 47-48, 50
Dahlgrenogramas, 44
Darwin, Charles
a classificação das plantas, 47
a origem das espécies, 7-8, 120-121, 144
conceito de espécie, 144
reconhecimento da heterostilia, 72-73
teoria da evolução, 120-122
Darwinismo, 120-122
de expansão mínima, 43
de genes vs. árvores de espécies, 109-111
Definição de *taxa*
baseado em apomorfias, 548
baseado em um nó, 548
baseado em um ramo, 548
Dehidrofalcarinona, *97*
Deiscência, 75, 93
longitudinal, 93
por fenda, 93
poricida, 93
valvar, 93
Delfinidina, *96*
DELTRAN (*delayed transformation algorithm*), 32
Deriva
continental, 124-125
gênica, 121-122, 124-125
Deslizes na replicação, 115
Deslocamento de caracteres, 129-130
Diagrama
de Venn, 14-15
floral, 65
Diatomáceas, 156
Dilema de chave dicotômica, 557-558, *559*
Diploidia, 90
Dispersão, 179-181
Dispersão de frutos e sementes por
água, 80-81
animais, 80-81
formigas, 81
peixes, 80-81
vento, 80-81
Distilia, 72-73
Distribuição independente, 124
Diterpenóides, 97-98
Divergência
e evolução, 119-123
evolutiva, 135, 137
preservação contra o fluxo gênico, 126-127
vs. hibridização, 135, 137
Diversidade e sistemas reprodutivos, 120-121
DNA
de cloroplasto (cpDNA), 137-139
mutações, 24-25
polimórfico amplificado ao acaso (RAPD), 115
sondas, 116
Domácias, 60-61
Domínios da vida, 6
Douliot, Henri, 47
Druidas, 338
Drupa, 75-78
Drusas, 84-85
Dupla fertilização, 87-88, 175-176
Ecologia e especiação, 125-127
Ecologia Molecular, 115
EcoRI, 115n
Ecótipos, 123
Efedrina, 220-221
Efeitos da reprodução assexual na heterozigose, 142-143 *Ver também* Agamospermia
Elementos de tubos crivados, 82-83
Elementos de vaso, 81
Embrião, 88-89
Embriologia, 86-90
Embrionia, 88-89
Embrionia adventícia, 88-89
Endangered Species Act (Estados Unidos), 556
Endogamia, 142-143
Endosperma, 76, 78-79, 88-89, 175-176
Endosperma poliplóide, 175-176
Endossimbiose, 154-156
Endothea parasitica (fungo), 401, 403
Enéas, 338
Engler, Adolf, 50
Entrenós, 55
Enzimas de restrição, 115-116
Epicephala (mariposa), 361-362
Epicótilo, 78-79
Epiderme, 83
Epífitos, 54-55
Epimácio, 215-218
Epíteto específico, *544-545*, 546
Ervas, 54-55
Escamas da gema, 55-56
Escapos, 55
Escherichia coli, 115n
Esclereídes, 81
Esclerose lateral amiotrófica/ Parkinsonismo, 206-207
Espaçadores
intergenéricos (IGS), 114-115
internos transcritos (ITS), 107-108, 113-115
Espádice, *75*
Espata, *75*
Especiação
alopátrica, 125-127, 149

barreiras de isolamento reprodutivo, 126-132
conceito, 149
definição, 124-125
fluxo gênico, 119
geográfica, 125-126 *Ver também* Especiação alopátrica
híbrida, 135, 137-139
local, 125-126
modelo de isolamento periférico, 125-126
poliplóide, 140-143
poliploidia, 126-127, 140-143
preservação da diversidade contra o fluxo gênico, 126-127
simpátrica, 126-127
taxa de, 126-127
tipos, 125-127
visão geral, 124-126, 149
Espécies
agamoespécies, 147
antigos conceitos de, 120-121
conceitos de, 47-48, 144-147
crípticas, 147
de fácil reconhecimento, 146-147
diretrizes para seu reconhecimento, 148-149
irmãs, 147
isoladas geograficamente, mas não reprodutivamente, 148
microespécies, 146-147
problemas na definição, 120-121
que hibridizam extensivamente, 147
significância, 146-147
variação, 123-125
Espigas, 73-75
Espinhos, 55-56
Esporângio, 86-87, 163-164, 190-191
Esporocarpos, 198
Esporófitos
das primeiras plantas terrestres, 162
das primeiras plantas vasculares, 163-164
Esporóforo, 186
Esporopolenina, 162
Esporos, 93, 190-191
Esquizocarpos, 76-78
Estabilização da introgressão, *133-134*
Estados de caráter
definição, 5
determinação de monofilia, 18
identificação de grupos de plantas, 14-17
ordenação, 25-27
Estados de caráter derivados, 5
Estames, 61-62, 86-87, 175
Estaminódios, 66-67
Esteróides, 97-98
Estigma, 61-62, 130-131, 175
Estilete, 61-62, 130-131, 175
Estípulas, 55-56
Estômatos, 83-84
anomocíticos, 84
Estróbilos
das coníferas, 172-173
das Cycadales, 205-208
poliníferos, 172-173
seminíferos, 207-208
Estruturas
acessórias, 75
secretoras, 84-85
Estudos sobre desenvolvimento, 48-49
Estufa de secagem de plantas, 556
Eukarya, 6
Eulaema (abelha), *71-72*
Eusporângios, 190-191
Eustelo, 86-87
Evolução
diversidade, 119-123
em concerto, 114-115
teorias, 120-122 *Ver também* Registro fóssil; Seleção natural
variação natural, 119
Exclusividade, 145-147
Exina, 95-96
Exons, 105
F_1, condição intermediária, 133-135, 137
Famílias, 46-47
de genes, 114-115
"Famílias concatenadas" (*Familles par enchaînment*), 47-48, 49
"Famílias em grupos" (*Families en groupes*), 47-48
Fascículo, 74, *75*
Feixes vasculares, 86-87
bicolaterais, 86-87
corticais, 86-87
medula, 86-87
Fenética, 35-37, 47-48
2-Feniletilglucosinolato, *97*
Fenogramas, 35-37
Fenótipo, 120-121
Fibras (tipo celular), 81
Ficobilinas, 156
Filete, 61-62
Filogenia
árvore da vida, *155-156*
classificações, 48-49 *Ver também* Classificações filogenéticas
grupos monofiléticos, 5-6
reconstrução de, 3-5 *Ver também* Análise filogenética
sistemática, 3, 47-48
Fisetina, *98-99*
Fisher, R.A., 121-122, 133-134
Flavonóides, 97-98, 162
Floema
incluso, 86-87
interno, 86-87
nas angiospermas, 175
nas plantas com sementes, 169, 171
nas raízes, 55
no caule, 86-87
secundário, 82-83, 169, 171
Floras e identificação de plantas, 558-560
Flores
actinomorfas, 63-64
adaptação para polinização por animais, 67-70
angiospermas, 175, 227
apocárpicas, 63-64
apopétalas, 63-64
aposséplas, 63-64
apotépalas, 63-64
assimétricas, 63-64
atributos, 60-64
basifixas, 66-67
birradiais, 63-64
bissexuais, 60-62
carpeladas, 61-62
carpelos e pistilos, 63-64
centrífugas, 66-67
centrípetas, 66-67
coevolução com polinizadores, 69-70
completas, 60-61
de orquídeas, 274-275
diadelfas, 63-64
didínamas, 66-67
epíginas, 64, 66
epipétalas, 63-64
estaminadas, 61-62
eudicotiledôneas-núcleo, 179-181
exertas, 66-67
fórmulas e diagramas, 65
fusão de partes, 63-64
hipóginas, 64, 66
imperfeitas, 61-62
inclusas, 66-67
incompletas, 60-61
inserção, 64, 66
irregulares, 63-64
miscelânea de termos, 66-67
monadelfas, 63-64
número de partes, 64, 66
perfeitas, 60-62
períginas, 64, 66
Pin (morfo Pin), 72-73
placentação, 64, 66-67
polinização pelo vento, 66-69
posição dos primórdios, 86-87
regulares, 63-64
simetria, 63-64
simpétalas, 63-64
sinandras, 63-64
sincárpicas, 63-64
sinsépalas, 63-64
sintépalas, 63-64
tetradínamas, 66-67
Thrum (morfo Thrum), 72-73
traços vasculares, 86-87
unissexuais, 61-62
versáteis, 66-67
zigomorfas, 63-64
Flores/inflorescências epífilas, 74
Flores-armadilha, 248
Florestas e polinização anemófila, 67-69
Fluxo gênico
autopolinização, 129-130
especiação, 119, 125-126
interespecífico, 119
vs. manutenção da diversidade, 126-127
Folhas
alternas, 55-57
anatomia, 83-84
ápice e base, 58-59
aracnóides, 59-60
arranjo, 55-57
atributos, 55-56
aveludadas/velutinas, 59-60
canescentes, 59-60
cartáceas, 58-59
compostas, 56-57
coriáceas, 58-59
das angiospermas, *55-56*
das eufilófitas, 164-165
das monocotiledôneas, 55-56, 249-250
de louro, 242-243
decíduas, 56-57
decussadas, 56-57
dimorfismo, 190-191
dísticas, 56-57
domácias, 60-61
duração, 56-57
elípticas, 57-58
equitantes, 56-57
escabras, 59-60
estrigosas, 59-60
estrutura, 56-57
formas de, 57-58
glabras, 58-59
glândulas das, 60-61
glândulas pelúcidas, 227
glândulas pelúcidas, 84-85
glaucas, 58-59
hirsutas, 59-60
híspidas, 59-60
imbricadas, 58-59
lanuginosas, 59-60
lineares, 57-58
lobadas, 58-59
marcescentes, 56-57
margens, 58-59, *59-60*
membranosas, 58-59
oblongas, 57-58
obovadas, 57-58
opostas, *55-56*, 56-57
ovadas, 57-58
pêlos das, 58-61
peltadas, 57-58
pilosas, 59-60
ptyxia, 58-59, *59-60*
pubérulas, 59-60
sem lobos, 58-59
sempre-verdes, 56-57

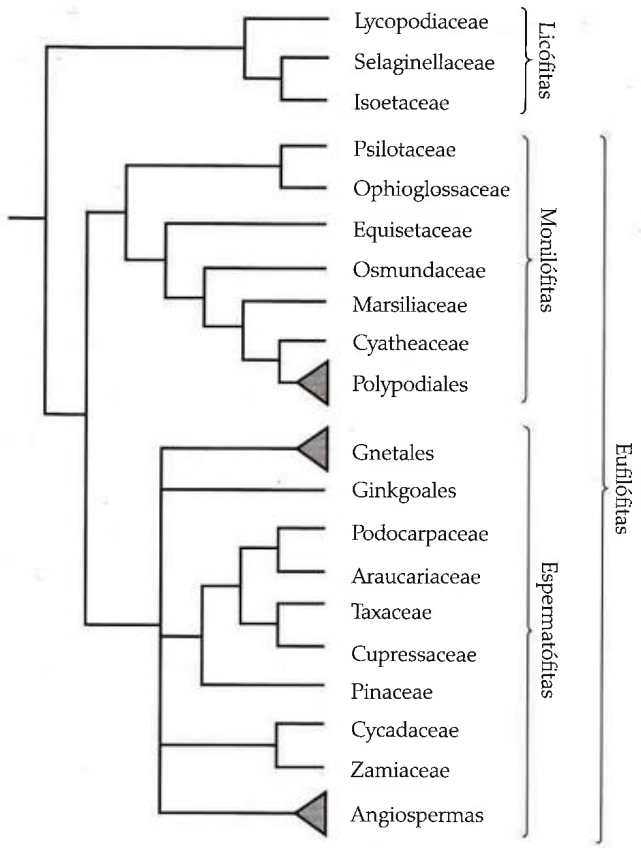
seríceas, 59-60
sésseis, 55-56
simples, 56-57
textura, 58-59
tomentosas, 59-60
tristicas, 56-57
unifaciais, 55-56
valvadas, 58-59
venação, 56-58
vernação, 58-59
verticiladas, *55-56*, 56-57
vilosas, 59-60
Folhas-armadilha, 332, 334
Folículo (tipo de fruto), 75-76, 78, *77*
Folíolos, 56-57
Fórmulas florais, 65
Forster, Johann Georg, 43
Fosfoenolpiruvato carboxilase, 115
Frutos
agregados, 75
atributos, 75-76, 78
chave para os diferentes tipos, 76, 78-79
dispersão, 80-81
diversidade nas angiospermas, 179-181
múltiplos, 75-76, 78
simples, 75
Funículo, 62-63, 87-88
Gameta masculino
multiflagelado, 164-165
nas plantas com sementes, 169, 171
nas primeiras plantas terrestres, 162
Gametângio, 86-87
Gametófitos
nas angiospermas, 175
nas primeiras plantas vasculares, 163-164
nas samambaias, 190-191
Gavinhas, 74
Gemas, 54-56
acessórias, 55-56
axilares, 55-56
foliares, 55-56
mistas, 55-56
nuas, 55-56
pseudoterminais, 55-56
superpostas, 55-56
terminais, 55-56
GenBank, 106, 561-562
Gene
atp1, 113
atpA, 113
atpB, 113
GBSSI, 115
matK, 113
matR, 113
maturase, 113
ndhF, 113
rbcL, 113
rpoA, 113
rpoB, 113
rpoC1, 105
S, 71-72
trnF, 113
trnK, 113
trnL, 113
waxy, 115
Genera plantarum (Bentham & Hooker), 41-43
Genera plantarum (Jussieu), 40
Generalistas, 69-70
Gêneros
primários, 45-46
secundários, 45-46
Gêneros, 45-48
Genes
coalescência, 146-147
das globulinas, 124
de cloroplasto, 112-113
de fitocromos, 114-115
de RNA ribossomal, 113-115
de RNA ribossomal, 113-115
Ver também Genomas
deriva gênica, 124-125
distribuição independente, 124
duplicação, 124
em baixo número de cópias, 114-115
mitocondriais, 113
mutações, 123-124
nucleares, 113-115
parálogos e ortólogos, 114-115
taxas de mutação, 107-108
Genética de populações, 121-122
Genoma de cloroplasto
análises de sítios de restrição, 116
cloroplastos e endossimbiose, 154-156
em análises moleculares, 112-113
em sistemática molecular, 104-105
regiões espaçadoras, 113
Genoma mitocondrial, 104, 113
Genoma nuclear
características, 104, 105
combinação de dados de muitos genes, 115
genes com baixo número de cópias, 114-115
genes de RNA ribossomal, 113-115
mapeamento, 116-117
seqüências não-codificantes em alto número, 115
Genomas
geral, 104-105
mapeamento, 116-117
mitocondriais, 104
nucleares, 104, 105, 116-117
Genomas de plantas *Ver* Genoma de cloroplasto; Genomas
Geraniol, *97*
Gessner, Conrad, 45-46
Gilmour, John S. L., 41, 47-48
Gimnospermas
a questão da monofilia, 6
classificações históricas, 50
como grupo parafilético, 171
principais grupos, 205-221
relações filogenéticas, 24-25, *25-26*, *172*, 175-177
uma visão geral, 205-206
"Gimnospermas", significado do termo, 185
Gin, 213, 215
Gineceu, 60-63
Ginocardina, *97*
Ginóforo, 64, 66
Giseke, P.D., 42-43
Glândulas, 60-63
Glicose 6-fosfato desidrogenase, 115
Glicosídeos cianogênicos, 97
Glicosídeos cianogênicos ciclopentenóides, 97
Gloquídios, 106, *107*
Glucosinolatos, 97, 421-423
Gondwana, 9, 124-125
Good, Ronald, 47-48
Granule-bound strach synthase I, 115
Grãos, 75-76, 78, *77*
Gray, Asa, 41, 45-46
Grupo interno, 15-17
Grupos
externos, 15-17
irmãos, 4-5
ligados, 116
"naturais", 40, 41
não-monofiléticos, 19
parafiléticos, 18, 32-34
polifiléticos, 19
sintéticos, 40
Guias de néctar, 69-70
Hábitat
arbustivo, 54-55
das angiospermas, 179-182
distúrbio, 131-132
solamento, 129
Haldane, J.B.S., 121-122
Haploidia, 90
Hennig, Willi, 7-8, 20, 47-48, *48-49*
Herança, 121-122
Herbário 7-8, 553, 562-563
Herbários, coleta e identificação de espécimes, 553-556, *555*
Herbários, lista de, *562-563*
Heterofilia, 57-58
Heterose, 132-133
Heterosporia, 86-88, 168
Heterostilia, 72-73
Heterozigose, 142-143
Hibridização
Hibridização Introgressiva (Anderson), 135, 137
Híbridos
e especiação, 135, 137-139
esterilidade, 130-131
inviabilidade dos, 130-131
regras de nomenclatura, 549-550
Hidróides, 161-162
Hilo, 78-79
Hiosciamina, *96*
Hipanto, 64, 66
Hipocótilo, 78-79
Hipoderme, 83
Hipótese
antófitas, 175-176, *178*, 186
Gnepine, 175-176, *178*, 205-206
Gnetífera, 175-176, *178*
Histonas, 107-108
Histórias evolutivas reticuladas, 30
Holótipo, 548-549
Homologia, definição, 14-15
Homoplasia
dados moleculares, 109-110
definição, 19
determinação, 21-23
Homosporia, 86-87
Homozigose, 142-143
Hooker, J. D., 41-43, 45-46, 48-49
Hutchinson, John, 40
ICBN (Código Internacional de Nomenclatura Botânica), 35-36, 543-551
IDB (Internet Directory for Botany), 558, 560
Identidade por descendência em comum, 14-15
Identificação, 6-7-8, 553-556
Ilhas
Canárias, 126-127
Havaianas, 126-127, 148
Iltis, Hugh, 7-8
Incenso, 437
Incertae sedis ("de localização incerta"), 35-36, 547
Incompatibilidade, 130-131
Incompatibilidade gametofítica, 72-73
Indeiscência, 75
Indicaxantina, *96*
Índice
de Bremer, 29
de consistência (CI), 21-23, 138-139
de decaimento, 29
de retenção (RI), 22-23
Indumento, 58-61
Indúsio, 165, 167, 199-201
Inflorescências
determinadas, 72-74, *74*
indeterminadas, 73-74, *75*
monotélicas, 72-74, *74*
politélicas, 73-74, *74*
Infrutescência, 80-81
Inhames, 275-276
Inserção, 64, 66
Intectado, *95-96*
Intercâmbio gasoso, 162
Internet Directory for Botany (IDB), 558, 560
Interrupções parenquimáticas, 83

Intina, *95-96*
Introgressão, 132-135, 137-138
  bidirecional, 135, 137
  diferencial, 137-139
  dispersa, *133-134*
  local, 132-133, *133-134*
  unidirecional, 135, 137
Íntrons, 105, 115
Inversões, 105
Ipecac, 467, 469
Iridóides, 97-98
Iridóides carbocíclicos, 97-98
Isolamento
  comportamental, 129
  diurno, 129
  estrutural, 129-130
  floral, 129-130
  floral do híbrido, 130-131
  pré-reprodutivo, 131-132
  temporal, 128-129
Isopropil glucosinolato, *97*
Isótipo, 548-549
Jussieu, Adrien de, 50
Jussieu, Antoine-Laurent de, 40, 42-43, 45-47, 50
Kapok, 425
Karpechenko, Georgi, 142
Khat, 353-354
Königsberger Stammbaum, 48-49
Lactonas sesquiterpênicas, 97-98
Lactupicrina, *97-98*
Lacunas, 83
Lacunas foliares, 83
Lagartos, 80-81
Lamarck, Jean-Baptiste de, 41, 46-47, 120-121
Látex, 84
Laticíferos, 84
Latim e nomenclatura, *544-545*, 549-550
Legume, 75-76, 78, *77*
Leis de conservação e coleta de espécimes, 556-557
"Leite" do coco, 88-89
Lêmures, 67-69
Lenho
  nas plantas com sementes, 168, 169, 171
  picnoxílico e manoxílico, 169, 171
Lenticelas, 55
Leptóides, 161-162
Leptonycteris curasoae (morcego), *123*
Leptosporângios, 190-191
Lianas, 54-55
Lignina, 81
Lígulas, 55-56
Limoneno, *97*
Limonina, *97-98*
Limonóides, 97-98
Linhagens, 4-5, 125-126
Linnaeus, Carolus, 40, 45-48, 546
Litocistos, 84-85
Lóculos, 64, 66
Lomentos, 75-76, 78
Macacos como polinizadores, 67-70
Macroblastos, 54-55
Macrozamina, 207-208
Magnol, Pierre, 46-47
Malthus, Thomas, 120-121
Mapa genealógico-geográfico, 42-43
Mariposa da *Yucca*, 66-67, 69-70
Mariposas como polinizadores, 66-70
Marsupiais, 69-70
Materiais testemunhos, 553
Matrizes, 14-17, 35-36
Medula, 54-55
Megáfilos, 164-165
Megagametófitos, 62-63, 86-89, 335-336
Megasporângio, 86-88, 168
Megásporos, 86-87
Meiose, 92
Mendel, Gregor, 121-122
Mentol, *97*
Mericarpos, 76, 78
Meristema
  apicais do ramo, 169, 171
  apical, 54-55, 169, 171
  secundário, 169, 171
Mescal, 269
Mescalina, 330, 332
Mesófilo, 84
Metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), 342
Metabólitos secundários, 95-99
Método
  Bayesiano, 24-25
  distância mínima, 20-21
  máxima verossimilhança, 21-25
Método, 40
Métodos baseados em um modelo, 24-25
Microespécies, 146-147
Microespécies agamospérmicas, 147
Micrófilos, 164-165
Microgametófitos, 61-62, 86-87
Micrópila, 87-88, 168, 169, 171
Microsporângio, 61-62, 86-87, 93, 168
Microsporócitos, 92
Micrósporos, 86-87, 95-96, 168
Microssatélites, 115
Minissatélites, 115
Mirbel, Charles-François Brisseau de, 47-48
Miricetina, *98-99*
Mirra, 437
Mitógenos, 324-325
Mitose, 92
Mixomicetes, *155-156*
Modelo de isolamento periférico, 125-126
Modelos evolutivos, 24-25
Monocotiledôneas, 88-89
  anatomia do caule, 86-87
  classificações históricas, 50
  e magnolídeas, 227-229
  folhas de, 55-56, 249-250
  monofilia, 6, 225, 249-250
  petalóides, 254, 256-257
  principais grupos, *230*, 249-276
  relações filogenéticas, *28-29*, 179-181, 225-226, *227*
  tipos de pólen, 95-96
Monofilia
  angiospermas, 225
  árvores evolutivas enraizadas, 17, 18
  classificações filogenéticas, 32-34
  definição, 2
  descrição, 5-6
  monocotiledôneas, 6, 225, 249-250
Monografias e identificação de plantas, 558, 560, *560-561*
Monoterpenóides, 97-98
Monotropeína, *97-98*
Morcegos
  como polinizadores, 9, 67-69, *69-70*, 122-123, *123*
  dispersão de frutos e sementes, 81
Moscas como polinizadoras, *69-70*
Mucilagem, 84-85
Multicelularidade, 158-160
Multivalentes, 90
Mutação pontual, *124*
Mutações
  genomas de plantas, 105
  homoplasia em dados moleculares, 109-110
  modificações evolutivas, 149
  problemas de atração de ramos longos, 109-110
  tipos e importância, 123-124
Mutantes *pelóricos*, 47
NADP hidrogenase, 113
National Center for Biotechnology Information (NCBI), 106, 561-562
Navalha de Occam, 20
NCBI (National Center for Biotechnology Information), 106, 561-562
Nectários, 62-63
Neo-darwinismo, 121-122
Neo-espécies, 125-126
Nervura(s)
  mediana, 56-57
  principal, 56-57
  secundárias, 56-57
  terciárias, 56-57
Nexina, *95-96*
Noble, David, 217-218
Nomenclatura biológica, 6
Nomenclatura botânica, 543-551
  lista de epítetos específicos comuns, *544-545*
  pronúncia de nomes científicos, 548-549
  regras, 548-551
Nomenclatura científica, *Ver* Nomenclatura botânica
Nomes taxonômicos *Ver* Nomenclatura botânica
Nominal, 547
NONA, 20
Nós (de árvores filogenéticas), 17
Nós (de caules), 55
Nozes, 75-76, 78
Nucelo, 87-88
Núcleos polares, 87-88, 175
Número cromossômico básico, 90
Números cromossômicos, 193
Ocotensimina, *96*
Óleos
  aromáticos, 97-98
  de gerânio, 350
  de mostarda, 97, 421-423
  essenciais, 84-85, 97-98
Opérculo, 367
Ordens, 46-47
Ortogênese, 43
Ovário, 61-62, 64, 66, 175
  ínfero, 64, 66
  semi-ínferos, 64, 66
  súpero, 64, 66
Óvulos, 61-63, 87-88, 175
  anátropo, 87-88, 175
  bitégmicos, 175
  campilótropo, 87-88
  ortótropos, 87-88, 175
Oxalato de cálcio, 84-85
Palinologia, 93-96
Panícula, 74
Papila, 83
Paracládios, 73-74
Paralelismos, 19, 26-27, 35-36
Parcimônia, 20-21, 26-28
  de Dollo, 26-27
  de Fitch, 26-27
  de Wagner, 26-27
Partenina, *97-98*
Partenogênese, 88-89
passos de elaboração, 13, 14
PAUP*4.0, 20
Payer, Jean-Baptiste, 47
Pecíolos, 55-56, 84, *84-85*
Pedicelos, 60-61
Pêlos, 58-61
Pêlos urticantes, 396
Perianto, 60-62
Pericarpo, 75
Periderme, 169, 171
Período
  Cambriano 162
  Carbonífero, 187
  Cretáceo, 175-176
  Ordoviciano, 162
Perisperma, 78-79
Pesagem de caracteres, 26-28
Pesagem sucessiva, 27-28
Pétalas, 61-62

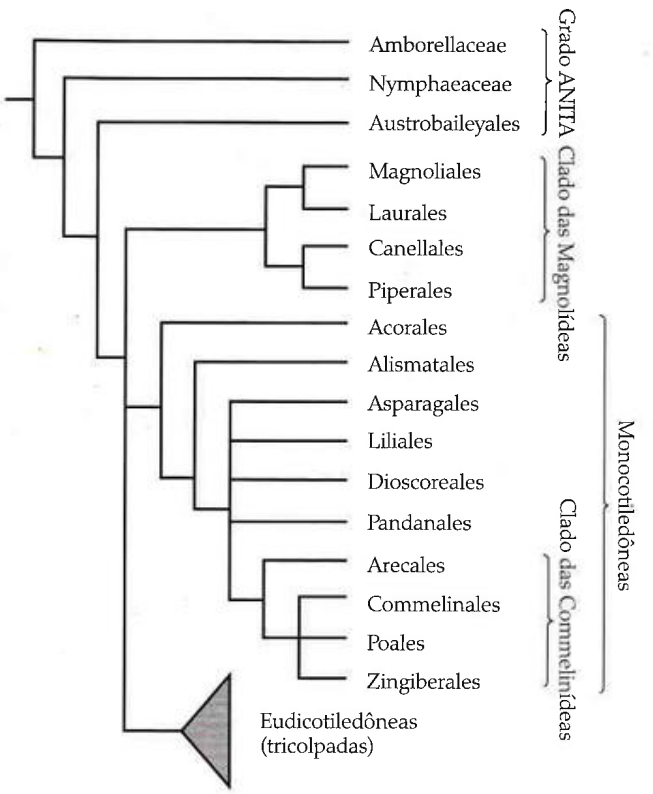
PHYLIP, 20
PhyloCode, 35-36, 48-49, 548
Pilhadores de néctar, 67-69
Pipoca, 88-89
Pirênios, 75-76, 78
Pistilódios, 66-67
Pistilos, 63-64
Placenta, 64, 66
Placentação, 64, 66-67
  axial, 66-67
  parietal, 66-67
Plantas
  definição e descrição, 1-2
  dióicas, 61-62
  herbáceas, 55
  monóicas, 61-62
  perenes, 54-55
  polígamas, 61-62
  significado do termo, 153
  subarbustivas, 54-55
  terrestres, 2
Plantas anuais, 54-55
Plantas C_3, 84
Plantas C_4, 84
Plantas CAM, 342
Plantas com flores, 2 *Ver também* Angiospermas
Plastídios e endossimbiose, 154-156
Plastídios nos elementos de tubos crivados, 82-83
Plumbagina, 320
Pneumatódios, 199
Pneumatóforos, 55
Pólen
  de eudicotiledôneas, 179-181
  distância de distribuição a partir da fonte, *125-126*
  estrutura de, 94-96
  estudo do, 95-96
  incompatibilidade, 130-131
  modelo de modificações evolutivas, 25-27
  monossulcado, 25-27, 94-96
  nas plantas com sementes, 169, 171
  pantoporado, 25-27
  reprodução das plantas, 61-62
  tricolpado, 14-15, 18, 25-27, 95-96, 179-181
  verrucoso, 9
  viabilidade, 95-96
Poliacetilenos, 97
Poliacetilenos de falcarinona, 97
Poliembrionia, 172-173
Políneas, 71-72, 94, 129-130
Polinização
  cruzada, 71-72, 244
  e adaptações, 122-123
  e adaptações evolutivas, 8-9
  evitando a autopolinização, 71-73
  importância, 66-67
  nas angiospermas, 179-181
  nas coníferas, 208, 210-211
  nas orquídeas, 71-72
  pela água, 67-69
  pelo vento, 66-69
  por animais, 67-70
  por insetos, 179-181
  síndromes, 66-70
Polinizadores
  abelhas, 67-72
  coevolução, 69-70
  isolamento comportamental das plantas, 129
  isolamento floral dos híbridos, 130-131
  mariposas, 66-70
  morcegos, 9, 67-69, *69-70*, 122-123, *123*
  origem do isolamento reprodutivo, 131-132
  visão geral, 67-70
Poliploidia
  definição, 90
  diversidade genética, 124
  especiação, 126-127, 140-143
  freqüência, 140
  tipos, 90-91
"Polpa" do coco, 88-89
Pomo, 75-78
Pontoações areoladas escalariformes, 190-191
Populações, definição, 124-125
Populações e variação, 123-124-125
Prensa (para secar plantas), 554, *555*, 556
Prensa de campo, 556
Primatas como polinizadores, 67-70
Primeira geração filial (F_1), 133-135, 137
Primórdios, 86-87
Produção de esporos, 163-164
Protandria, 71-72
Proteínas, 98-99
Protoginia, 71-72
Pseudogenes, 114-115
Ptyxia, 58-59, *59-60*
Publicação efetiva vs. publicação válida, 549-550
Publicações em sistemática vegetal, *560-561*
Pulvinos, 55-56
Quadro de leitura, 107-108
Quassinóides, 97-98
Quinina, 467, 469
Raças, 124-126
Racemos, 73-74, *75*
  bracteados, 73-74
  ebracteados, *73-74*
Radiações evolutivas, 8
Radícula, 78-79
Radlkofer, Ludwig, 48-49
Ráfia, 276, 278
Rafídeos, 84-85
Raios, 81
Raízes
  adventícias, 55
  aéreas, 55
  caracteres, 54-55
  carnosas, 55
  coralóides, 205-206-207
  dimórficas, 55
  fibrosas, 55
  funções, 55
  haustoriais, 55
  laterais, 54-55
  pivotantes, 55
  stigmarianas, 164-165
Ramo dourado, 338
Ramos, 54-55 *Ver também* Caule
  monopodiais, 54-55
  prolépticos, 54-55
  silépticos, 54-55
  simpodiais, 54-55
Ramos axilares, ramificação axilar, 54-55, 168
Raposas voadoras, 206-207
Rattan, 276, 278
Ray, John, 50
Reação em cadeia da polimerase (PCR), 106, *107*
Receptáculo, 64, 66
Recombinação gênica, 124
Reconstruções igualmente parcimoniosas, 31
Redes
  conversão em árvores evolutivas, 19-22
  descrição, 14-15
Regiões espaçadoras, 107-108, 113-115
Registro fóssil
  angiospermas, 175-176
  Archaeanthus, *121-122*
  Archaeopteris e as primeiras plantas com sementes, 169, 171, *170-171*
  e enraizamento de árvores evolutivas, 15-17
  licófitas, 187
  modificações evolutivas, 120-121
  primeiras plantas verdes, 162, 163
Relações
  agrupamentos de plantas ao longo da história, 50-51
  noções históricas sobre, 40-44
Relações entre as plantas *Ver* Relações
Repetições em seqüência em número variável (VNTRs), 115
Repetições invertidas, 104
Reprodução uniparental, 142-143
Reprodução vegetativa, 142-143
Resinas, 84-85
Reticulação, 119 *Ver também* Hibridização
Retrocruzamento, 135, 137
Reversões, 19, 26-27, 35-36
Revisão taxonômica, 558, 560, *560-561*
Revistas de sistemática vegetal, *560-561*
RFLPs, 116
Ribulose 1, 5-bifosfato carboxilase (Rubisco), 107-108, *109-110*, 112, *113*
Rick, Charles, 7-8
Rizomas, 55
RNA polimerase, 113
RNA transportador, 113
Rubisco (Ribulose 1, 5-bifosfato carboxilase), 107-108, *109-110*, 112, *113*
Saco embrionário, 62-63, 86-87
Sacos polínicos, 61-62
Sagu, 206-208
Salicilato de metila, 453-454
Sâmaras, 76-78
"Sangue-de-dragão", 268
Saponinas, 269, 437-438
Saponinas esteróides, 269
Saponinas triterpênicas, 97-98
Sassafrás, 242-243
Secagem de plantas, 554-556, *555*
Seções, 147
Seco-iridóides, 97-98
Seleção natural
  conceito de Darwin, 120-122
  especiação, 125-126
  hibridização, 131-132
Sementes
  caracteres das, 76, 78-79
  de angiospermas, 175
  de *Pinus*, 213
  dispersão, 80-81
  embrião, 88-89
  endosperma, 88-89
  exalbuminosas, 88-89
  platispérmicas, 169, 171
Semi-espécies, 147
Sépalas, 61-62
Septos, nos ovários, 64, 66
Seqüenciamento
  convenções do, 34-35
  de genes, 106-107
  de genomas inteiros, 107 *Ver também* Genoma de cloroplasto
  gene a gene, 106
Seqüências de DNA conservadas, 124
Seqüências Expressas Marcadas (ESTs), 107
Seqüências nucleares não-codificantes em alto número de cópias, 115
Sesquiterpenóides, 97-98
Sexina, *95-96*
Sílica, 84-85, 194
Síliqua, 76-78
Simetria bilateral, 63-64
Simetria radial, 63-64
Simplesiomorfias, 17
Sinapomorfias, 6, 17, 18
Sinérgides, 87-88, 175
Singênese em flores, 63-64
Sistema de oxidase do glicolato, 162

Sistema radicular stigmariano, 164-165
Sistemas, 40
  analíticos, 40
  divisivos, 40
  reprodutivos, descrição, 142-143
  reprodutivos e diversidade, 120-121
Sistemática
  biológica, 13
  classificação, 6
  definição e caracterização, 2-3
  diferentes noções de caracteres, 48-49
  e filogenia, 3-6, 47-49
  importância, 7-9
  metas, 146-147, 149
  na identificação, 6-8
  taxonomia, 6
Sistemática molecular, 6
  análise de dados de seqüências de DNA, 107-110
  análise de sítios de restrição, 115-116
  caracteres, 110, 112-115
  genomas vegetais, 104-105
  geração de dados de seqüências de DNA, 106-107
  hibridização em *Gossypium*, 112
  importância, 103-104
  mapeamento do genoma nuclear, 116-117
Soros, 165, 167, 199-200
Southern, E. M., 116
Southern blotting, 116
Species Plantarum (Linnaeus), 546, 549-550
Stebbins, G. L., 48-49
Subespécies, 124-125
Substituição de nucleotídeos, 107-108
"Substituições múltiplas", 109-110
Sulcos de germinação, 179-181
Superfície abaxial, 55-56
Superfície adaxial, 55-56
Swerosidina, *97-98*
Syngameon, 147
Talicarpina, *96*
Tane Mahuta, 217-218
Tapete, 93
Tartarugas, 80-81
Tautônimos, 546
Taxa
  hierarquias e categorias, 547-549
  monofilia, 5-6
  uma base para definição dos, 548
Taxa como hipóteses, 146-147
Taxas de mutação, 107-108
Taxifilina, *97*
Taxol, 219-220
Taxonomia e delimitação dos *taxa* superiores, 45-49
Taxonomia(s)
  coloquiais, 45-46
  definição, 6, 13
  evolutiva, 36-37
  filogenética, 35-36
  filogenética, 35-36
  numérica, 47-48
  preocupação com a estabilidade dos nomes, 40, 41, 543-551
Técnicas de coleta, 553-554
Tectado, *95-96*
Tegeticula (mariposa da *Yucca*), 69-70, 269
Tégmen, 78-79
Tegumentos, 62-63, 87-88, 168, 175
"Teoria dos telomas", 164-165
Teoria neutral da evolução molecular, 121-122
Tépalas, 61-62
Tequila, 268
Terpenóides, 97-98
Testa, 78-79
Teto, *95-96*
Theophrastus, 50
Tieghem, Philippe van, 47
Tipos (conceito de), 47
Tolerância a metais, 129-130
Topologia, 14
Tournefort, Joseph Pitton de, 45-46
Toxinas das Cycadales, 205-206
Traços foliares, 83
Traços vasculares nas flores, 86-87
Traços vasculares nas folhas, 83
Transformação acelerada, 32
Transições, 27-28
Transversões, 27-28
Traqueídes, 81, 162-163
Traqueófitas
  chaves para os principais grupos de, 186
  número de espécies, 119
  principais linhagens, 164-168, 185, *187*
  relações filogenéticas, *163-164*, 185
  significado do termo, 185
  visão geral, 2, 162-165
Trepadeiras, 55-56
"Triângulo de U", 142
Tricomas, 58-61
Triose fosfato isomerase, 115
Tristilia, 72-73, 285-286
Triterpenóides, 97-98
Tronco, 54-55
Túberas, 55-56
Tubo floral, 64, 66
U.S. Endangered Species Act, 556
Umbela, 74, 75
Uninomiais, 547, 548
Univalentes, 90-91
utilização de grupos monofiléticos, 32-34
Utrículo, 76, 78
Variação e evolução, 119
Variação gênica, 123-125
Variação local e padrões geográficos, 124-125
Variações, fontes da , 123-125
Variedades, 147
Vasos
  angiospermas, 175
  gimnospermas, 205-206
  Winteraceae, 244-245
Venação, 56-58
  circinada, 164-165
  escalariforme, 56-57
  palmada, 56-58
  paralela, 57-58
  peninérvea, 56-57, *57-58*
  percorrente, 56-57
  reticulada, 56-57
Veratridina, *260-261*
Vernação, 58-59
Vernolepina, *97-98*
Vesículas aeríferas, 208, 210-211
Vespas dos figos, 70
Vicariância, 124-125
Vigor híbrido, 132-133
Wagner, Warren H., 7-8, 47-48
Wernham, H. F., 43
Xilema
  das angiospermas, 175
  fissurado, 86-87
  nas raízes, 55
  no caule, 86-87
  secundário, 81-83, 168, 169, 171
Ziegenspeck, Hermann, 48-49
Zigoto, 87-88
Zimmermann, Walter, 7-8
Zurawski, Gerard, 112

TRAQUEÓFITAS

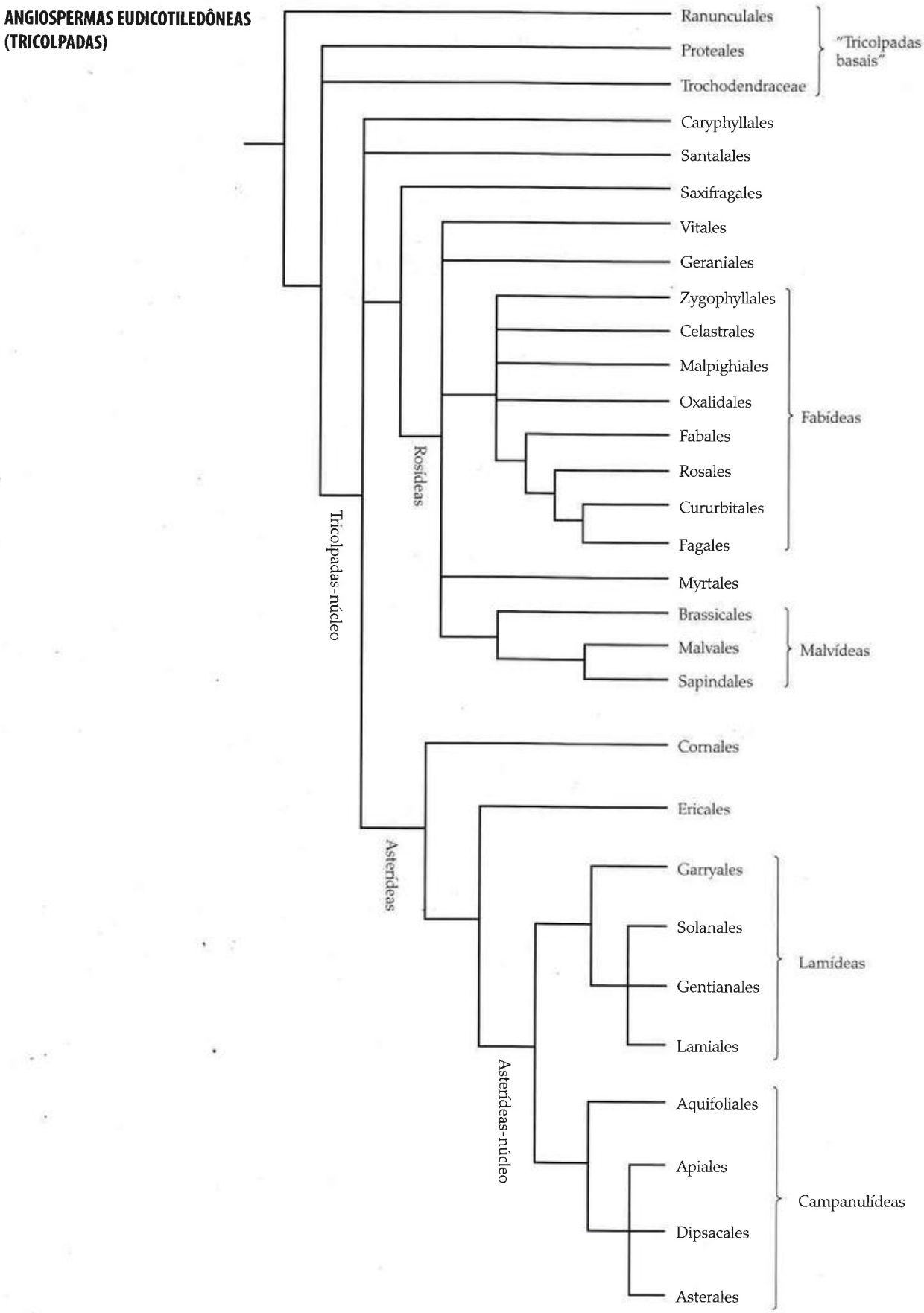


ANGIOSPERMAS



Cladogramas mostrando as relações simplificadas entre os principais grupos de traqueófitas; as angiospermas são detalhadas de acordo com a organização deste livro. Ver páginas 185-187 (traqueófitas) e 225-231 (angiospermas).

ANGIOSPERMAS EUDICOTILEDÔNEAS (TRICOLPADAS)



Sistemática Vegetal
Um Enfoque Filogenético

JUDD • CAMPBELL • KELLOGG • STEVENS • DONOGHUE

*"... as edições anteriores (em inglês) de **Sistemática vegetal**, de Judd e colaboradores, tornaram-se amplamente conhecidas e influentes entre os estudantes de sistemática vegetal e botânica em geral. Agora em língua portuguesa, esta obra preenche uma lacuna ao discutir as mais modernas idéias e metodologias da sistemática vegetal, bem como por apresentar em detalhes as principais famílias de plantas verdes (com ênfase nas angiospermas), fazendo uma síntese acurada de todos esses importantes aspectos da botânica."*

Rodrigo B. Singer e Rosana Farias Singer
Coordenadores da tradução

Como ciência, a sistemática cresceu a partir do interesse nos organismos e evoluiu desde simples sistemas de informação com base nos usos dos diferentes organismos até uma compreensão mais ampla da biodiversidade. Nas duas décadas passadas, surgiram numerosas e novas fontes de dados sistemáticos, especialmente a partir de seqüências de DNA, e uma rigorosa metodologia filogenética estabeleceu novas formas de analisar os dados e praticar a sistemática.

Sistemática vegetal, 3ª edição, tem como base a chamada árvore da vida – a idéia de que todas as formas de vida estão inter-relacionadas como os ramos de uma árvore –, detendo-se nas plantas vasculares ou traqueófitas, com ênfase nas plantas com flores, um grupo importante que domina a maior parte dos ecossistemas terrestres e está associada aos medicamentos, às belas plantas ornamentais, aos materiais de construção, às fibras para papel ou à vestimenta, bem como à maior parte da nossa alimentação.

Destaques:

- Respostas atuais para perguntas sobre relações evolutivas entre os maiores grupos de traqueófitas.
- Informações adicionais relacionadas com a identificação das plantas, incluindo nomenclatura botânica (a aplicação de nomes científicos), coleta de espécimes vegetais, identificação, informações sobre literatura de sistemática vegetal e alguns *sites* úteis na Internet, além de uma lista de nomes científicos (e comuns).
- CD-ROM (em inglês) com mais de 3.100 fotos de flores, frutos, dissecções detalhadas destes, bem como de outras partes das plantas. Contém ainda uma lista de definições com *links* para imagens exclusivas no CD e um apêndice com todas as famílias de angiospermas de acordo com a classificação do Angiosperm Phylogeny Group.

ISBN 978-85-363-1755-7
9 788536 317557
artmed® EDITORA
RESPEITO PELO CONHECIMENTO
www.artmed.com.br